ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
ՀԱՆԴԵՍ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
АРМЕНИИ

ՀԱՏՈՐ

XXVI

ТОМ

Հայաստանի կենսար. հանդես, 33, 1145—1247
Биолог. ж. Армении, 33, 1145—1247

1973

Պատասխանատու խմբագիր՝ Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ
Ответственный редактор: Г. Г. БАТИКЯН

Խմբագրական կոլեգիա՝ Ց. Մ. Ավագյան, Հ. Ս. Ավետյան, Ա. Գ. Արարատյան, Է. Գ. Աֆրիկյան, Դ. Ն. Բաբայան, Հ. Խ. Բունյաթյան, Վ. Հ. Ղազարյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Վ. Հ. Գուլքանյան, Կ. Ս. Մարջանյան (պատ. քարտուղար), Յա. Ի. Մուլքիջանյան, Հ. Կ. Փանոսյան, Վ. Վ. Ֆանարջյան։

Редакционная коллегия: Ц. М. Авакян, А. С. Аветян, А. Г. Араратян, Э. Г. Африкян, Д. Н. Бабаян, Г. Х. Бунятян, Л. С. Гамбарян, В. О. Гулканян, В. О. Казарян, К. С. Марджанян (ответ. секретарь), Я. И. Мулкиджанян, А. К. Паносян, В. В. Фанарджян.

Խմբագրական խորհուրդ՝ Ն. Ն. Ակրամովսկի, Ս. Ի. Ալիխանյան, Ս. Ա. Բակունց, Հ. Գ. Բատիկյան (խորհրդի նախագահ), Ա. Լ. Թախտաջյան, Գ. Ս. Դավթյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Ե. Հ. Հասրաթյան, Գ. Գ. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մատևոսյան, Մ. Խ. Չայլախյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ե. Տեր-Մինասյան։

Редакционный совет: Н. Н. Акрамовский, С. И. Алиханян, Э. А. Асратян, С. А. Бакунц, Г. Г. Батикян (пред. совета), П. П. Гамбарян, Г. С. Давтян, С. К. Карапетян, А. А. Матевосян, С. А. Погосян, А. Л. Тахтаджян, М. Е. Тер-Минасян, М. Х. Чайлахян.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 581.1:577.17

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

СОРОКАЛЕТНИЕ ИСКАНИЯ В ОБЛАСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ*

Прежде чем приступить к повествованию о наших сорокалетних исканиях в области гормональной теории развития растений, хотелось бы упомянуть о двух обстоятельствах. Во-первых, эти искания перемежались и переплетались со многими исследованиями, посвященными другим проблемам и вопросам. Во-вторых, сегодня речь пойдет не о всем комплексе работ в области гормонального развития растений, а о тех экспериментальных находках и теоретических догадках, которые определили целые этапы в данном направлении.

Как это часто бывало и с другими, решающим образом на направление мыслей и мои интересы повлияла еще в бытность мою студентом Ереванского государственного университета книга-учебник «Физиология растений» нашего замечательного ученого в области физиологии растений и вирусологии профессора Д. И. Ивановского. С захватывающим интересом я читал в этой книге весь раздел о тропизмах, о том, как односторонее раздражение светом или силой земного тяготения действует на проростки растений, как оно передвигается и как растения «запоминают» это раздражение. И еще более впечатляющим было краткое, но весьма яркое изложение смелой гипотезы Юлиуса Сакса о листообразующих, корнеобразующих и цветообразующих веществах растений.

Первые опыты по фототропизму. Совершенно естественно, что когда появилась возможность и пришло время сделать первые экспериментальные попытки в области физиологии растений, то это был фототропизм растений. А время пришло после того, как была пройдена годичная стажировка по селекции и генетике хлопчатника на Туркестанской селекционной станции в Ташкенте под руководством профессора Г. С. Зайцева, после того, как были проведены в последующие два года, уже в Армении, опыты с применением минеральных удобрений в различных районах Араратской долины под руководством профессора П. Б. Калантаряна.

Итак, уже во время пребывания моего ассистентом на кафедре ботаники Закавказского зооветеринарного института в Ереване, которой руководил профессор И. Л. Беделян, были начаты опыты по изучению

---

* Доклад на заседании Отделения биологических наук Академии наук АрмССР 25 апреля 1972 года в связи с 70-летием со дня рождения.

злияния света разного качества на фототропизм проростков гороха и колеоптилей овса. Результаты вполне подтвердили известные данные германского физиолога Блау и других ученых, но дальнейшему углублению работы в этом направлении мешало отсутствие необходимых условий для проведения опытов.

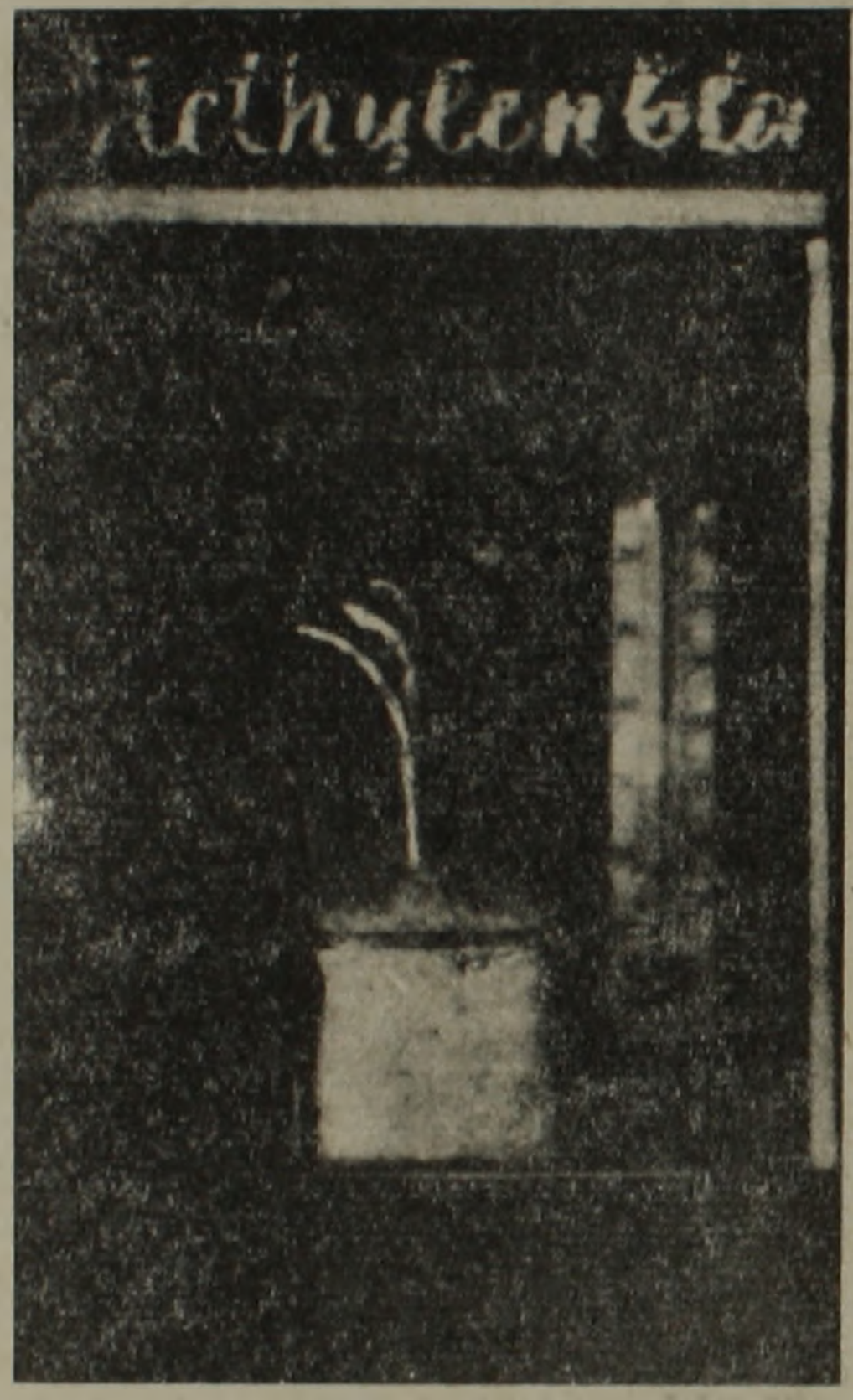


Рис. 1. Опыт по фотопериодизму с проростками гороха. Проростки изогнулись по направлению к сине-фиолетовым лучам, проникающим с одной стороны через щель в кабинке (Фото 1930 г.).

При наблюдениях за этими опытами всегда сильное впечатление оставляла несоизмеримость яркости света с производимым эффектом: в камерах, хорошо освещенных боковым узким пучком красного света, проростки не изгибались к свету и стояли вертикально; в темных же камерах, куда сквозь прорезь проникали сине-фиолетовые лучи, они интенсивно изгибались к этим лучам. Выходило, что растения «смотрели» на свет не таким «глазами» как мы.

Заведующий кафедрой растениеводства профессор Н. А. Троицкий, заглядывая в нашу комнату и наблюдая за проводимыми мною опытами, написал профессору Н. Г. Холодному письмо с просьбой принять меня на некоторое время на стажировку в свою лабораторию, однако Н. Г. Холодный был в то время болен, и встретились мы с ним только спустя 10 лет, в 1938 году под Киевом, в Староселье, куда я приехал по его приглашению. К этому времени уже была опубликована наша кни-

га «Гормональная теория развития растений», а на страницах журнала «Успехи современной биологии» появилась статья самого академика Н. Г. Холодного по поводу этой книги. Наша длительная беседа оказала значительное влияние на мои последующие поиски.

Фотопериодический импульс цветения растений. Однако в 1929 г. нужно было найти институт или лабораторию, где велись бы исследования по тропизмам. В Ленинграде такой лаборатории не оказалось, и когда спустя два года я был принят в аспирантуру Академии наук СССР в ЛАБИФР (Лаборатория биохимии и физиологии растений), то на первый вегетационный сезон был откомандирован в Отдел физиологии растений ВИР (Всесоюзного института растениеводства) и под руководством Н. А. Максимова, тогда члена-корреспондента, а впоследствии академика, начал изучение различной физиологической природы яровых и озимых растений в Детскосельской лаборатории.

Здесь параллельно изучению влияния продолжительности дневного освещения и температуры мною были предприняты опыты по изучению специфичности гормональных веществ, влияющих на процессы роста у яровых и озимых пшениц. Если эти вещества специфичны, то можно было допустить и их соответственное влияние — поэтому опыты ставились так, что верхушки колеоптилей яровой пшеницы насаживались на декапитированные колеоптили озимой, и наоборот. Передвижение ростово-

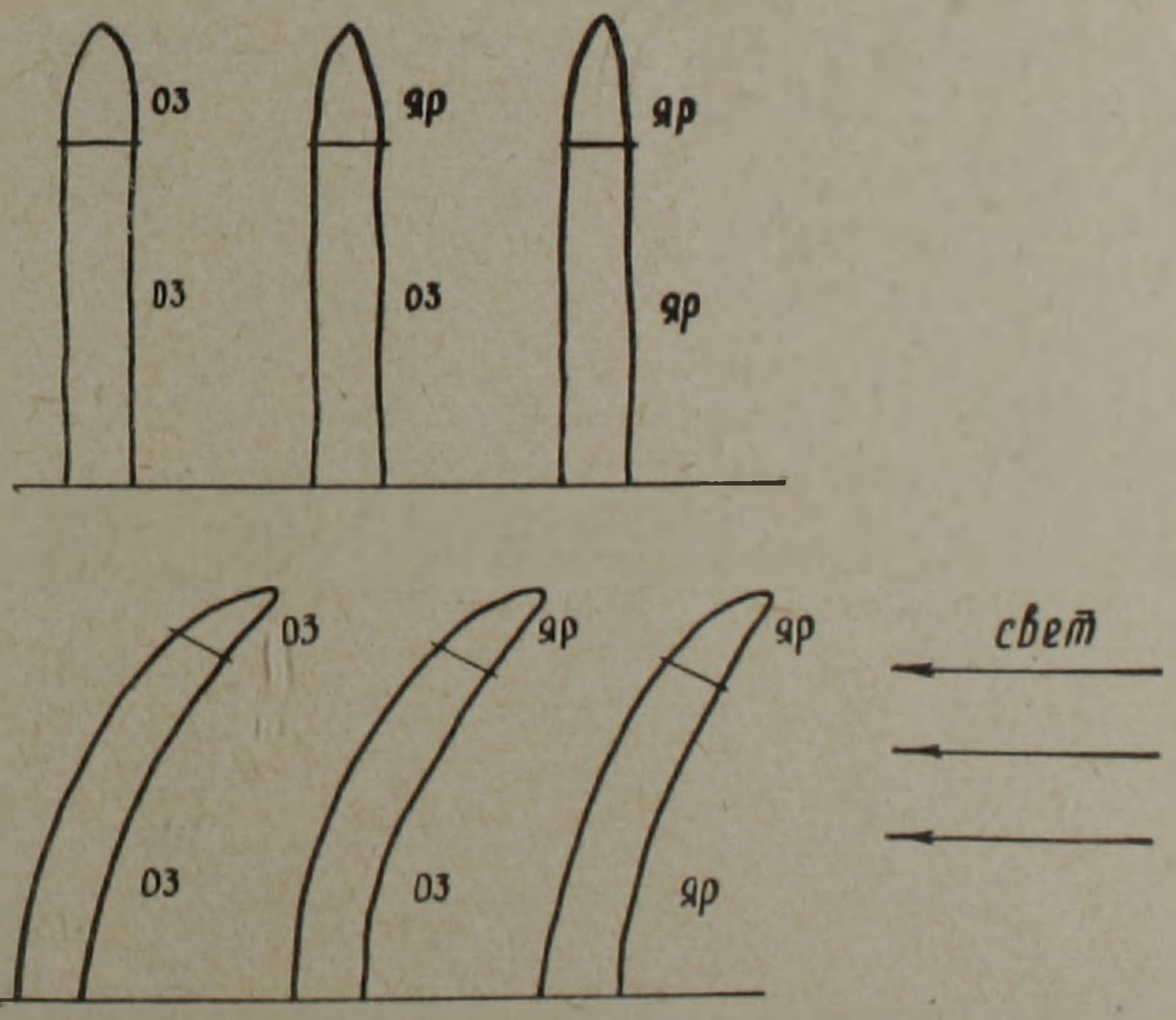


Рис. 2. Опыт с насадкой верхушки колеоптиля яровой пшеницы на декапитированный колеоптиль озимой пшеницы (в центре). Слева и справа контрольные экземпляры. Фототропические изгибы дали все колеоптили за счет ростовых гормонов, передвигающихся из накопленных верхушек (Схема 1932 г.).

го гормона из верхушек колеоптилей яровой пшеницы в декапитированные колеоптили озимой пшеницы доказывалось фототропическим изгибом, происходящим за счет ростового гормона; но проростки озимой

пшеницы, получившие ростовые гормоны от яровой, формировывались в обычные озимые кустящиеся растения, как и контрольные. Была предпринята попытка влиять не только ростовыми гормонами, но и всем набором веществ, перетекающих из одних половинок зерновок в другие.

Все эти опыты дали отрицательные результаты и остались только в дневнике их автора. Подходы оказались явно неоправданными. Правда, другие опыты дали положительные результаты и доказали возможность яровизации озимых форм растений светом. В последующие два года работа проводилась уже под руководством академика А. А. Рихтера на Каменном острове по световому управлению яровых и озимых растений, по их ранней диагностике по физиологическим признакам и по изучению пластидных пигментов в связи с длиной дня.

После переезда ЛАБИФР в Москву и постройки оранжерей оказалось возможным начать опыты по фотопериодизму. И опять стал вопрос о приложении методов фототропизма к явлению фотопериодизма, открытому американскими учеными Гарнером и Аллардом. Известно, что обезглавленные колеоптили, лишаясь светочувствительной верхушки, не реагируют на односторонний свет. В наших опытах удаление разного числа листьев, которые рассматривались как светочувствительные органы, у фотопериодически реагирующих видов — ячменя и проса — приводило к закономерной задержке цветения. Но при этом одновременно наступала и задержка ростовых процессов, и подавление жизнедеятельности проростков. Сила аргументации подобных опытов была невелика.

Тогда возникла мысль о постановке такого опыта, в котором на растении, весьма чувствительном к действию короткого дня — на хризантеме крупноцветной — оставлялся только один лист как возможный светоили точнее фотопериодически-чувствительный орган, а на расстоянии от него только одна стеблевая почка, к которой было возможно передвижение светового импульса. Опыт дал положительный результат: в случае, когда лист находился на коротком 10-часовом дне, происходила передача фотопериодического импульса к цветению, и стеблевая почка развертывалась сначала в бутон, а затем в цветок; при длинном 18-часовом дне возникновение и передвижение импульса к цветению не наблюдалось, и стеблевая почка оставалась в вегетативном состоянии.

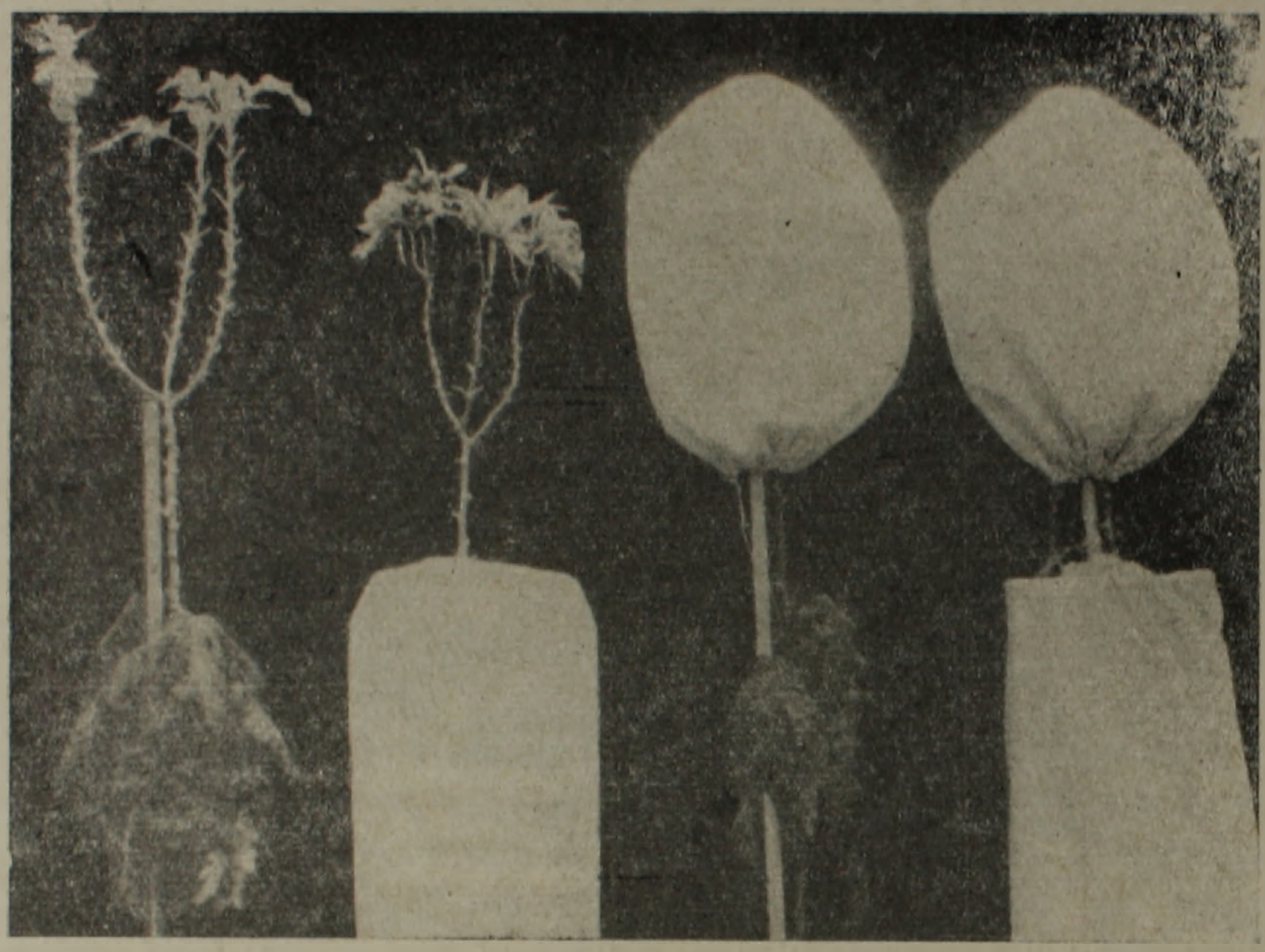
Это было самое начало дальнейшей большой многолетней экспериментальной работы.

Флориген как комплекс гормонов цветения. В следующем вегетационном сезоне 1936 года вся оранжерея Института физиологии растений была полна опытами с хризантемами, поставленными с различными целями, но по единой системе: листья как рецепторы фотопериодического воздействия, побеги как индикаторы на это воздействие. Основной опыт с хризантемой принес решающие доказательства того, что фотопериодическое воздействие воспринимается только листьями (но не стеблевыми почками), а затем передается в стеблевые почки, которые в

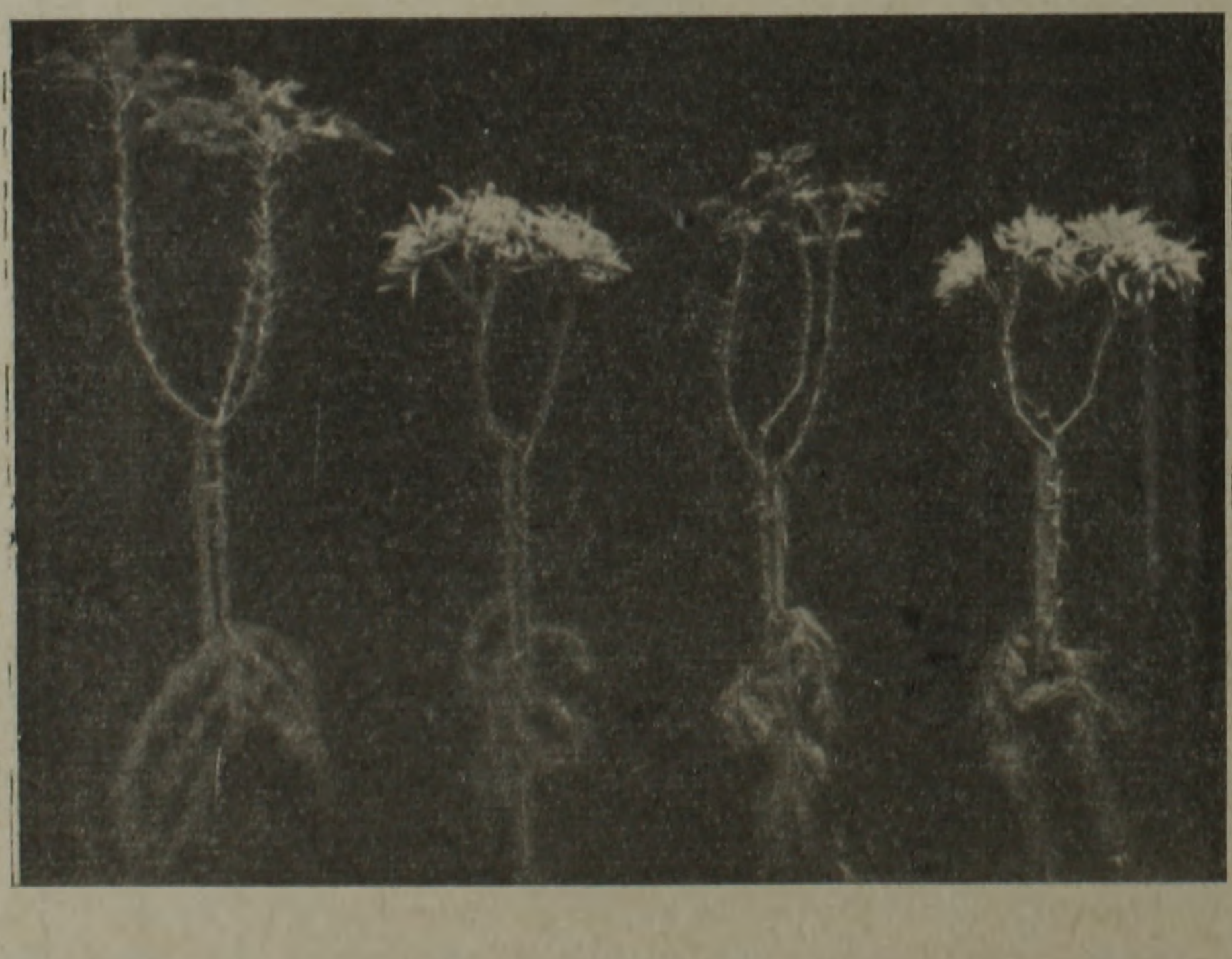
А

Б

Рис 3 Передвижение фотопериодического импульса цветения из листа в верхушечную почку побега крупноцветной хризантемы. А. Слева лист на длинном дне, справа лист на коротком дне. Б. Слева побег вегетирует, справа побег бутонизирует. (Фото 22.X.1935 г.).



А



Б

Рис. 4. Значение листьев в восприятии фотопериодического воздействия и их влияние на цветение побегов у хризантемы крупноцветной. А. Растения с футлярами. Б. Растения без футляров. Слева направо: побеги и листья на длинном дне, побеги на длинном, листья на коротком дне; побеги на коротком, листья на длинном дне; побеги и листья на коротком дне (Фото 19.X.1936 г.)

зависимости от природы притекающего из листьев импульса развиваются в цветочные органы или остаются в вегетативном состоянии.

Были и многие другие опыты с хризантемой, а также опыты с прививками цветущих и нецветущих растений периллы краснолистной, топинамбура и подсолнечника, которые показали, что цветение вегетирующих привоев, не способных к этому при существующей длине дня, можно индуцировать за счет веществ, перетекающих из листьев цветущих подвоев. Вот тогда и возникло предположение о специфической гормональной природе перетекающего из листьев импульса. А поскольку аналитические определения показали, что передвигающиеся вещества не ауксины и что определенное соотношение углеводов к азотистым соединениям не соответствует наступлению цветения, то возникло представление о флориген как комплексе гормонов, образующихся в листьях и обуславливающих зацветание растений.

В дальнейшие три-четыре года проводились исследования по изучению направления, скорости и путей передвижения гормонов цветения в различных органах растений, а также по передвижению этих веществ при прививках вегетирующих и цветущих растений. В эти годы в лаборатории начали работать выпускники Московского государственного университета — Л. Ярковая, Л. П. Жданова и Г. А. Самыгин, а научный сотрудник Р. Х. Турецкая вела работу по изучению органогенеза, в частности процессов образования корней на черенках растений.

■ Флориген=гормоны, необходимые для цветения.

Рис. 5. Гормональная концепция флоригена. Растения короткодневного, нейтрального и длиннодневного видов цветут при той длине дня, при которой в их листьях образуется флориген, т. е. комплекс гормонов, необходимых для цветения. Д—длинный день, К—короткий день (Схема 1937 г.).

В опытах этих лет обилие матерчатых футляров, надеваемых на отдельные органы и части растений и разнообразных по форме и величине, было так велико, что стенная газета ИФР (Института физиологии растений) «Тимирязевец» поместила объявление об открытии новой модной портняжной мастерской по изготовлению изделий различных фасонов, а на рисунке, прилагаемом к этому объявлению сотрудники лаборатории были изображены в качестве подмастерьев за шитьем и глажкой, а сам заведующий в качестве главного закройщика.

На этом бурном этапе становления гормональных представлений о цветении растений были у нас и счастливые, и драматические события. Не касаясь драматических, скажу, что к счастливым мы относим посещения нашей оранжереи таких выдающихся ученых, как академики В. Л. Комаров, Д. Н. Прянишников, Н. И. Вавилов, Л. А. Орбели, В. Н. Любименко, профессора Д. А. Сабинин, А. Л. Смирнов и другие, беседы с которыми способствовали нашей дальнейшей работе. Особенно запомнились встречи с Н. И. Вавиловым, который в свободные вечера, проходя в свою оранжерею, заходил к нам на огонек.

Гормональная регуляция цветения в целом растении. Великая Отечественная война 1941—45 гг., временная эвакуация Института и новые запросы жизни и практики изменили направление наших работ. Были начаты и на протяжении ряда лет проводились исследования по изысканию сырьевых источников витамина С во вновь организованной нами лаборатории физиологии растений Ботанического института Армянского филиала Академии наук СССР; по разработке практических приемов ускорения корнеобразования у черенков вегетативно размножаемых с помощью регуляторов роста пород на кафедре физиологии и анатомии растений Ереванского государственного университета; по изучению влияния азотистых удобрений на рост, развитие и плодоношение растений; по симбиозу бобовых растений и клубеньковых бактерий на кафедре физиологии растений и микробиологии Армянского сельскохозяйственного института; по взаимоотношениям растений-хозяев и цветковых паразитов. В этих работах принимали участие научные сотрудники этих учреждений—Н. М. Меликян, В. О. Казарян, А. А. Меграбян, Н. А. Карапетян, А. Гаспарян и другие.

Однако со второй половины 40-х годов мы вернулись к основному направлению работ. Лист является рецептором фотопериодического воздействия, не только вызывающего образование цветков, но и, наоборот, задерживающего его. С этим фактом мы столкнулись еще в самых первых опытах, но сейчас он стал привлекать все большее внимание. Эффект задержки у растений красной перилллы проявлялся не только, когда на одном и том же растении оставлялись листья, содержащиеся на различной длине дня, но также если на одном и том же листе создавались зоны различного фотопериодического режима. Казалось, что возникает какой-то барьер, тем более, что при замене зоны длинного дня зоной непрерывной темноты задержка снижалась. Разрешение вопроса о барьере, о возможной взаимной инактивации веществ, стимулирующих и задерживающих цветение на транспортных путях, разрешился в опытах с расщеплением стебля на две половинки от основания до верхушки. При этом выяснилось, что инактивации веществ при передвижении их по стеблю не происходит, и их эффект проявляется только в стеблевой почке. Скорость же закладки цветочных зачатков зависит от того, какие вещества скорее перетекают в меристематические ткани стеблевой почки—гормоны цветения или вещества, задерживающие цветение.

Новая ситуация возникала при сохранении на одном растении двух

супротивных листьев — одного на коротком, другого на длинном — и двух побегов в их пазухах. В этом случае наступала строгая локализация — побег в пазухе короткодневного листа периллы красной цвел, тогда как побег в пазухе длиннодневного листа оставался вегетативным. Эта локализация легко нарушалась: при удалении длиннодневного листа и побега в пазухе короткодневного листа гормоны из короткодневного листа легко перетекали в противоположный побег на длинном дне. Таким образом, был выяснен механизм саморегуляции целого растения, в основе которого лежит система: донор, лист—рецептор, побег.

Применяя радиоактивный углерод при экспозиции листьев на длинном и коротком дне в опытах с периллой, проведенных вместе с Р. Г. Бутенко, мы впервые, не имея возможности выделить гормоны цветения, видели следы их передвижения из листьев в побеги. Выяснилось также, что у длиннодневных видов—рудбекии, шпината, горчицы и других—тормозящее цветение действие короткодневных листьев значительно слабее, чем у короткодневных видов—хризантемы, периллы и других—тормозящие действия длиннодневных листьев, что вещества, ингибирующие цветение, не являются специфически антиметаболическими веществами и что они не одинаковы для длиннодневных и короткодневных видов.

Стало возможным попытаться создать схематическую картину регуляции цветения в целостном организме с вычленением роли отдельных органов растения. Существенным в этом плане явилось положительное решение спорного вопроса о способности изолированных от растения листьев к восприятию фотопериодического воздействия. Как общее заключение на этом этапе исследований было выдвинуто представление о том, что в регуляции цветений, точнее образования цветочных органов, принимают участие все органы растения—листья, определяющие сам процесс зацветания, стеблевые почки, замедляющие или ускоряющие цветение, и корни, влияющие на рост цветочных стеблей, у розеточных растений предшествующий образованию цветков.

Природа гормонов цветения. После установления общей картины гормональной регуляции цветения растений во второй половине 50-х и в 60-е годы в острой форме стал вопрос о природе гормональных веществ цветения, их связи с общим метаболизмом и о природе веществ, задерживающих цветение. В это время в лаборатории работали старшие научн. сотрудники А. Н. Бояркин по разработке методов определения регуляторов роста, Н. Т. Кахидзе и Е. А. Бритиков по физиологии опыления и оплодотворения, Р. Х. Турецкая по органогенезу в связи с динамикой ауксинов. В лабораторию пришли новые выпускники Московского государственного университета и Тимирязевской Сельскохозяйственной Академии — Т. В. Некрасова, Н. П. Аксенова, Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова, Л. П. Хлопенкова, В. Н. Ложникова, В. Г. Кочанков, Л. И. Янина; позднее В. И. Кефели, Э. Л. Миляева, С. А. Голяновская, И. А. Фролова, В. З. Подольный и другие. В лабораториях науч-

ных учреждений Армении начали работу М. М. Саркисова, Н. Л. Каладжян, Р. Ш. Арутюнян, К. Г. Азарян, И. А. Гукасян и другие.

Исследования велись в двух основных направлениях: 1) изучение трофических факторов—азотно-углеводного обмена, окислительно-восстановительных процессов, дыхания, анаэробиоза и динамики содержания пигментов; 2) изучение гормонов и физиологически активных веществ—ауксинов, витаминов, метаболитов обмена нуклеиновых кислот и других соединений. Не останавливаясь на этих исследованиях, хочу сказать, что они позволили синтезировать два направления в изучении внутренних процессов зацветания растений, источниками которых были, с одной стороны, гипотеза Сакса, с другой—теория Клебса, и которые длительное время развивались параллельно и без какой-либо тенденции к сближению. Решающее значение для более правильного понимания роли гормональных факторов в цветении растений имело открытие гиббереллинов. Первые полграмма гиббереллина A_3 или гиббереллловой кислоты были присланы нам в конце 1956 года американским профессором Антоном Лангом, и испытание его на шестнадцати видах, различающихся по характеру фотопериодической реакции, показало, что, действительно, как это уже намечалось в опытах Ланга и других зарубежных авторов, гиббереллин одинаково стимулирует рост, но по-разному действует на цветение длиннодневных и короткодневных видов. У длиннодневных видов—рудбекии, табака Сильвестрис, шпината и других—он вызывает цветение на коротком дне, но вместе с тем не может вызвать цветения у короткодневных видов—хризантемы, периллы, проса и других—на длинном дне. Встала проблема соотношения флоригена и гиббереллина.

Специальные исследования показали, что гиббереллины, собственно, составляют одну, первую группу веществ в комплексе флоригена, влияющих на образование и рост стеблей, тогда как вторую группу составляют вещества, влияющие непосредственно на образование цветочных органов. Они были названы антезинами. При этом выяснилось, что короткодневным видам на длинном дне для цветения не хватает антезинов, и они образуются на коротком; длиннодневным видам на коротком дне не хватает гиббереллинов, и они образуются на длинном; нейтральным видам хватает и антезинов и гиббереллинов как на длинном, так и на коротком дне.

Схема, построенная на совокупности биологических реакций, требовала прямых доказательств в двух направлениях. Первое пришло сразу—с помощью этанола и ацетона были получены природные гиббереллины из вегетирующих на длинном дне растений короткодневного вида—табака Мамонт, введены в вегетирующие на коротком дне растения длиннодневного вида—рудбекии, и в результате суммирования двух групп веществ—гиббереллинов от табака и антезинов в рудбекии—началось цветение рудбекии на коротком дне.

Второе, в обратном направлении—получение природных антезинов из розеточных растений длиннодневного вида (рудбекии), находящихся

Рис. 6. Гормональные факторы цветения растений. Г—гиббереллины, А—антезины, Д—длинный день, К—короткий день. Цветение растений наступает только при наличии двух групп гормонов—гиббереллинов и антезинов (Схема 1958 г.).

на коротком дне, и введение их в вегетирующие на длинном дне растения короткодневного вида (табака Мамонт) до сих пор не доказано. И это находит объяснение в том, что учение о гиббереллинах получило большое развитие—известны структуры, физико-химические свойства и функции свыше 35 гиббереллинов. Об антезинах же мы пока что делаем только различные предположения.

Представленная схема дала новое понимание прежних моделей, которые раньше находили однозначное обоснование. Индукция к цветению или ее отсутствие у длиннодневного вида (рудбекии) связано с изменениями в содержании гиббереллинов. Во всех наших опытах с влиянием длины дня, с индукцией, реакцией прерывания светом, содержанием растений в темноте и на свету результаты непосредственных определений полностью совпадали с эффектом препаратов гиббереллинов, вносимых извне. Было прочно установлено, что гиббереллины являются важнейшим звеном в гормональной регуляции цветения растений.

Большой размах работ с гиббереллинами был связан не только со значением этого вещества в познании процессов гормональной регуляции роста и развития, но и с теми перспективами, которые открывались в связи с этим в практике растениеводства.

Помню, что, когда у нас в стране только налаживалось производство гиббереллинов, нам удалось получить разрешение Президента Академии наук СССР того периода времени академика А. Н. Несмеянова на приобретение на валюту 3 кг английского гиббереллина (поистине астрономического количества для такого активного вещества);

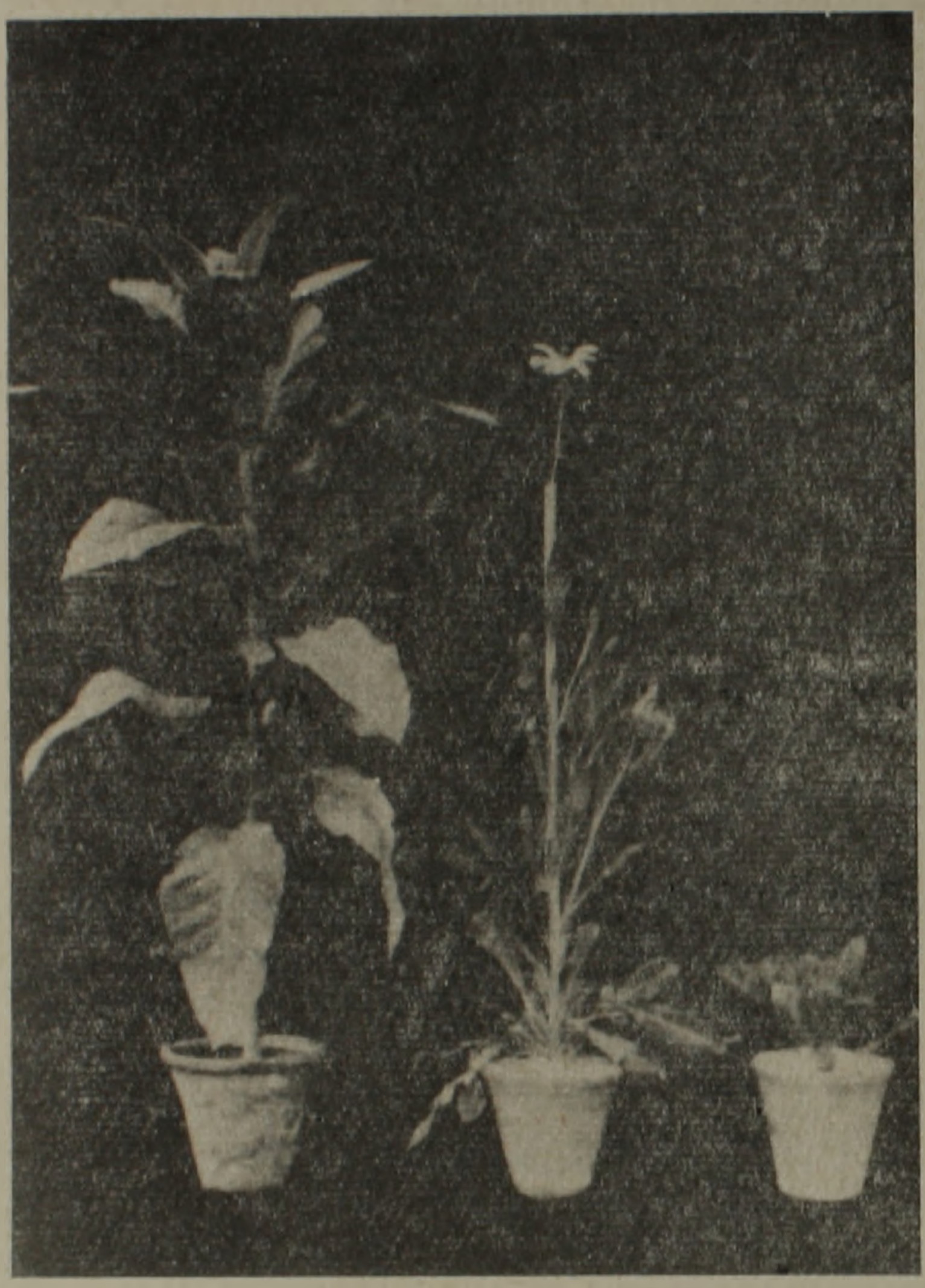


Рис. 7. Цветение длиннодневного вида—рудбекии на коротком дне после обработки экстрактом эндогенных гиббереллинов из листьев короткоднев-ного вида—табака Мамонт, находившегося на длинном дне (в центре). Слева—табак Мамонт на длинном длине, справа—рудбекия на корот-ком дне (Фото 18.IX.1959 г.).

а спустя некоторое время мелкие порции гиббереллина вместе с краткой инструкцией были разосланы в сотни научных и опытных учреждений нашей страны.

Индукция к цветению или ее отсутствие у короткодневных видов связана с изменениями содержания веществ типа антезинов, но о природе их мы судим лишь по биологическим реакциям. За последние годы появились сообщения о получении этих веществ в виде флоригеновой кислоты или в виде липидов, выделенных из экстрактов листьев цвету-щих растений. Все эти сообщения не получили дальнейшего решающе-го подтверждения. Однако многочисленные косвенные факты принци-пиального значения вселяют в нас уверенность в том, что открытие анте-зинов—дело недалекого будущего.

Бикомпонентная гормональная система и загадка фотопериодизма. В последние годы в нашей лаборатории были получены новые дан-ные, свидетельствующие о наличии двух самостоятельных групп гормо-

нов цветения, т. е. в пользу существования бикомпонентной гормональной системы. Они были получены в опытах с прививками бриофиллума и в опытах с передвижением гормонов в растениях периллы. Бриофиллум относится к числу длинно-короткодневных видов, обладающих двухступенчатой фотопериодической реакцией—растения зацветают только в том случае, если сначала находятся на длинном, а затем на коротком дне; на постоянном длинном или постоянно коротком они не цветут. С нашей точки зрения, это означает, что сначала на длинном дне идет образование гиббереллинов, а затем на коротком—образование антезинов и, когда содержание тех и других достигает определенного уровня, начинаются процессы, ведущие к зацветанию. Если это так, то следовало ожидать, что при прививке, в которой подвой находится на длинном дне, а привой на коротком дне, побеги, находящиеся между ними, должны цвести за счет гиббереллинов, поступающих из листьев подвоя, и антезинов, поступающих из листьев привоя. Прививки, сделан-

Длинный день — □ Короткий день — ■

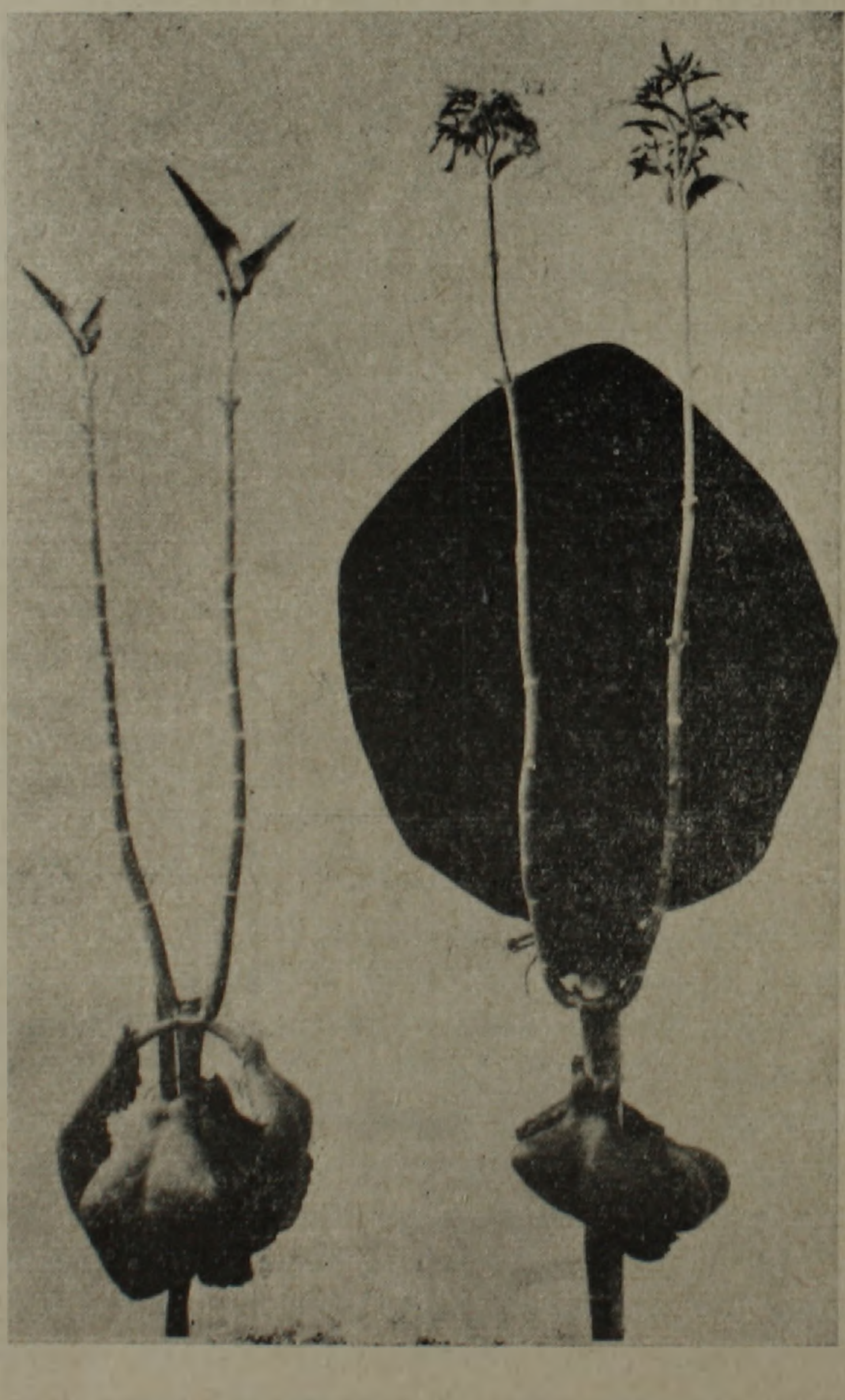
Рис. 8. Схема прививок бриофиллума. Слева направо: контрольная—привой, побеги и подвой на длинном дне; опытная—привой на коротком, побеги и подвой на длинном дне; опытная — привой и побеги на коротком, подвой на длинном дне; контрольная—привой, побеги и подвой на коротком дне (Схема 1970 г.).

ные по такой схеме, дали положительные результаты и показали, что последовательная экспозиция растений во времени—с длинного на короткий день—может быть заменена одновременной экспозицией в пространстве, т. е. при прививке длиннодневного и короткодневного компонентов. В опытах с красной периллой изучалось передвижение гиббереллинов и веществ типа антезинов по целому растению. На одних растениях изучали передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги, на других—из верхних листьев в нижние побеги; на половине растений делалось кольцевание стебля между листьями и побегами. При изучении передвижения гиббереллинов листья смачивались раствором его, а на побегах-индикаторах отмечалась ростовая реакция; при

изучении передвижения антезинов листья покрывались футлярами на короткий день, а на побегах-индикаторах отмечалось образование цветков. Выяснилось, что гиббереллины свободно и быстро передвигаются вверх как по флоэме, так и по ксилеме, тогда как вниз их передвижение замедлено; антезины передвигаются свободно и быстро вверх и вниз и только по флоэме. Таким образом, было доказано различие в направлении и путях передвижения гиббереллинов и антезинов.

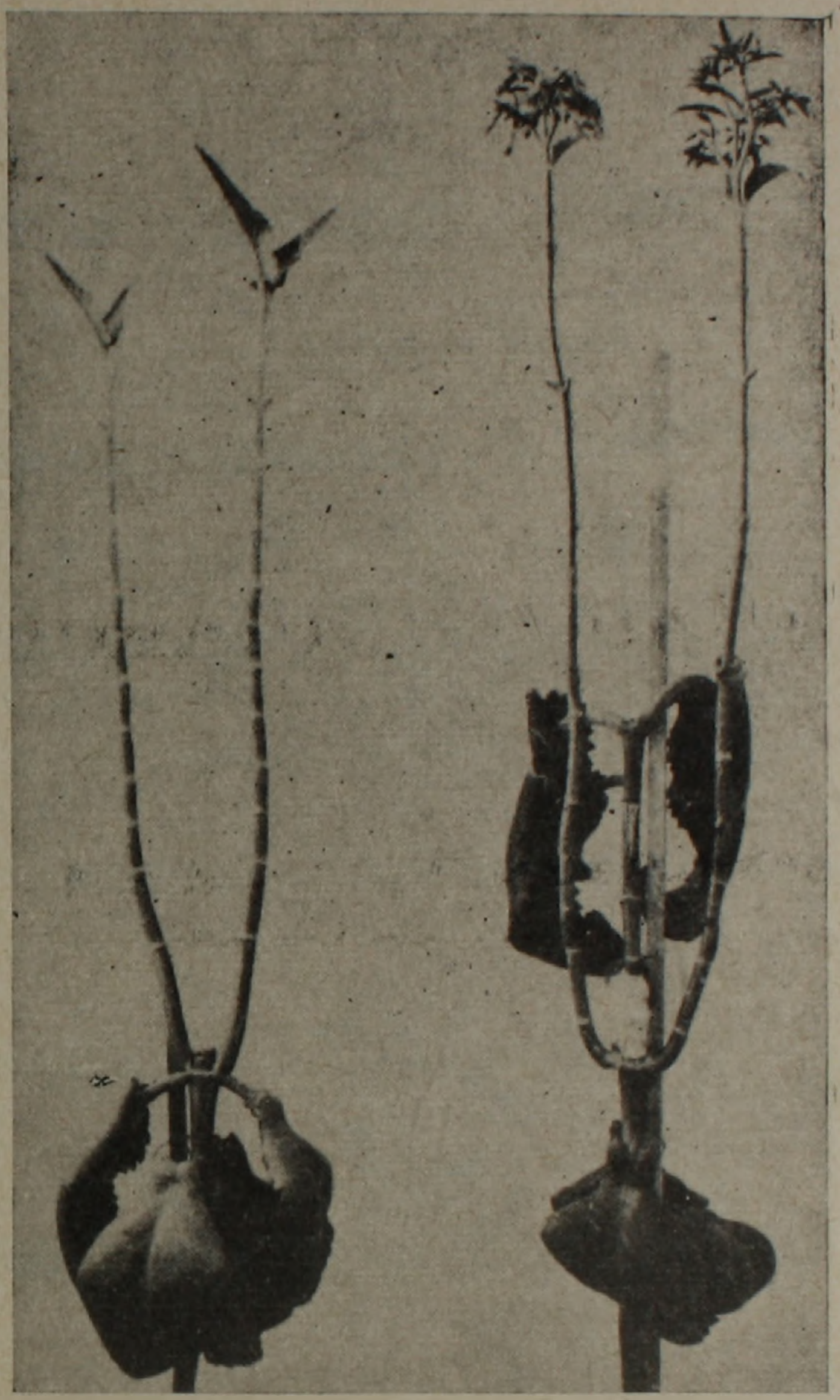
Вместе с тем в других опытах было показано, что вещества, ингибирующие цветение длиннодневных видов—абсцизовая кислота, ретардант ССС и другие—не влияли на задержку зацветания короткодневных видов. Такое различие в природе ингибиторов цветения соответствует различию в природе гормонов, определяющих зацветание—у длиннодневных ими являются гиббереллины, у короткодневных—антезины.

Представление о бикомпонентной системе гормонов цветения позволило подойти к решению загадки фотопериодизма растений—почему



А

Рис. 9 (объяснение см. на стр. 17 под рис. 9Б).



Б

Рис. 9. Цветение срединных побегов бриофиллума на длинном дне под влиянием веществ, одновременно поступающих из короткодневного привоя и длиннодневного подвоя (справа). В контрольной прививке с листьями на длинном дне вегетативный рост побегов (слева). А. Опытная прививка с футляром, Б—без футляра (Фото 30.XI. 1970 г.).

растения длинного дня цветут на длинном дне, а растения короткого дня на коротком дне.

Выяснилось, что цветение как главный артерий фотопериодической реакции зацветания различен у длиннодневных и короткодневных видов. При этом у длиннодневных утрачена наследственно фиксированная способность к синтезу гиббереллинов на коротком дне, и эта утрата восполняется образованием их на длинном дне; у короткодневных видов утрачена способность к синтезу антезинов на длинном дне, и эта утрата восполняется их образованием на коротком дне. Образование гормонов у представителей разных фотопериодических видов складывается по-разному — у нейтральных видов имеется полностью автономная регуляция; у длиннодневных и короткодневных видов в от-

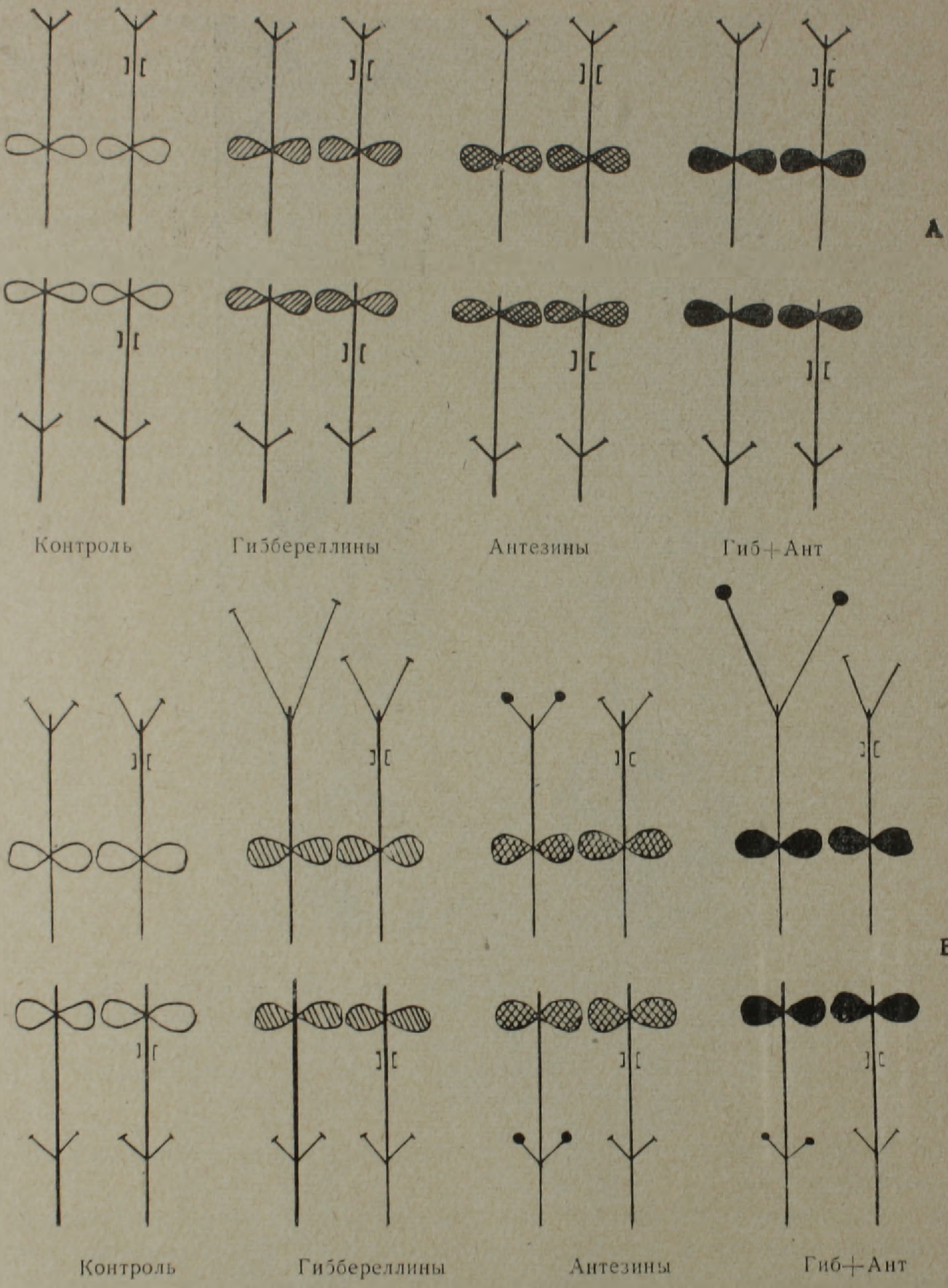


Рис. 10. Передвижение гиббереллинов и вещесть типа антезинов. Верхний ряд—передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги; нижний ряд—передвижение гормонов из верхних листьев в нижние побеги. 1, 2—контроль; 3, 4—передвижение гиббереллинов; 5, 6—передвижение антезинов; 7, 8—передвижение гиббереллинов и антезинов одновременно А. Состояние побегов в начале опыта. Б Состояние побегов в конце опыта (Схема 1971 г.).

ношении одной группы гормонов автономная и в отношении другой—фотопериодическая регуляция; у длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных видов—только фотопериодическая регуляция.

Листовая и каллусная модели цветения. Фотопериодическая реакция цветения растений осуществляется в две фазы: листовую и стеблевую. Основой изучения процессов фотопериодизма и цветения растений длительное время являлась листовая модель, которой широко пользовались при изучении процессов, протекающих в листьях. За последние годы, помимо изучения листовой фазы, началось изучение стеблевой фазы, т. е. процессов, происходящих в стеблевых почках и в тканях, прилегающих к ним.

Эти исследования велись в аспекте выяснения локусов действия гиббереллинов и антезинов. Полученные данные свидетельствуют о последовательном действии сначала гиббереллинов на модулярную зону, а затем веществ типа антезинов на центральную зону апекса. Вместе с тем были использованы пробирочные культуры изолированных почек, с по-

Рис. 11. Фотопериодическая и автономная регуляция цветения растений. Д—длинный день, К—короткий день, Г—гиббереллины, А—антезины. У короткодневного вида гиббереллины имеются в результате автономной регуляции, антезины возникают в результате фотопериодической, у нейтрального вида гиббереллины и антезины имеются в результате автономной регуляции; у длиннодневного вида антезины имеются в результате автономной регуляции, гиббереллины возникают в результате фотопериодической (Схема 1970 г.).

мощью которых исследовалось влияние физиологически активных соединений на развивающиеся миниатюрные растеньица. Наконец в лаборатории была разработана, как наиболее перспективная, каллусная модель цветения на трех видах табака—нейтрального табака Трапезонд,

длиннодневного Сильвестриса и короткодневного Мамонта. Разработка этой модели была начата американским физиологом Фолке Скугом, затем французским ученым Полем Шуаром на нейтральном виде, табаке Висконсен 38 и нами была расширена на трех видах табака.

Не касаясь условий культуры каллусов, укажем на основные факты. Каллусы, полученные на отрезках стеблей нейтрального вида табака Трапезонд, взятых с цветущих растений, давали начало бутонам и цветкам, тогда как взятые с вегетирующих растений давали только вегетативные почки. Каллусы, полученные на отрезках стеблей короткодневного вида Мамонт и длиннодневного вида—Сильвестрис, взятых как с цветущих, так и вегетирующих растений, давали вегетативные почки. Из всех этих культур пока что наиболее перспективной представляется культура каллусов нейтральных видов, дающих «вегетативные» и «цветочные» каллусы и, следовательно, дающих возможность для морфогенетических и биохимических исследований, которые уже начаты.

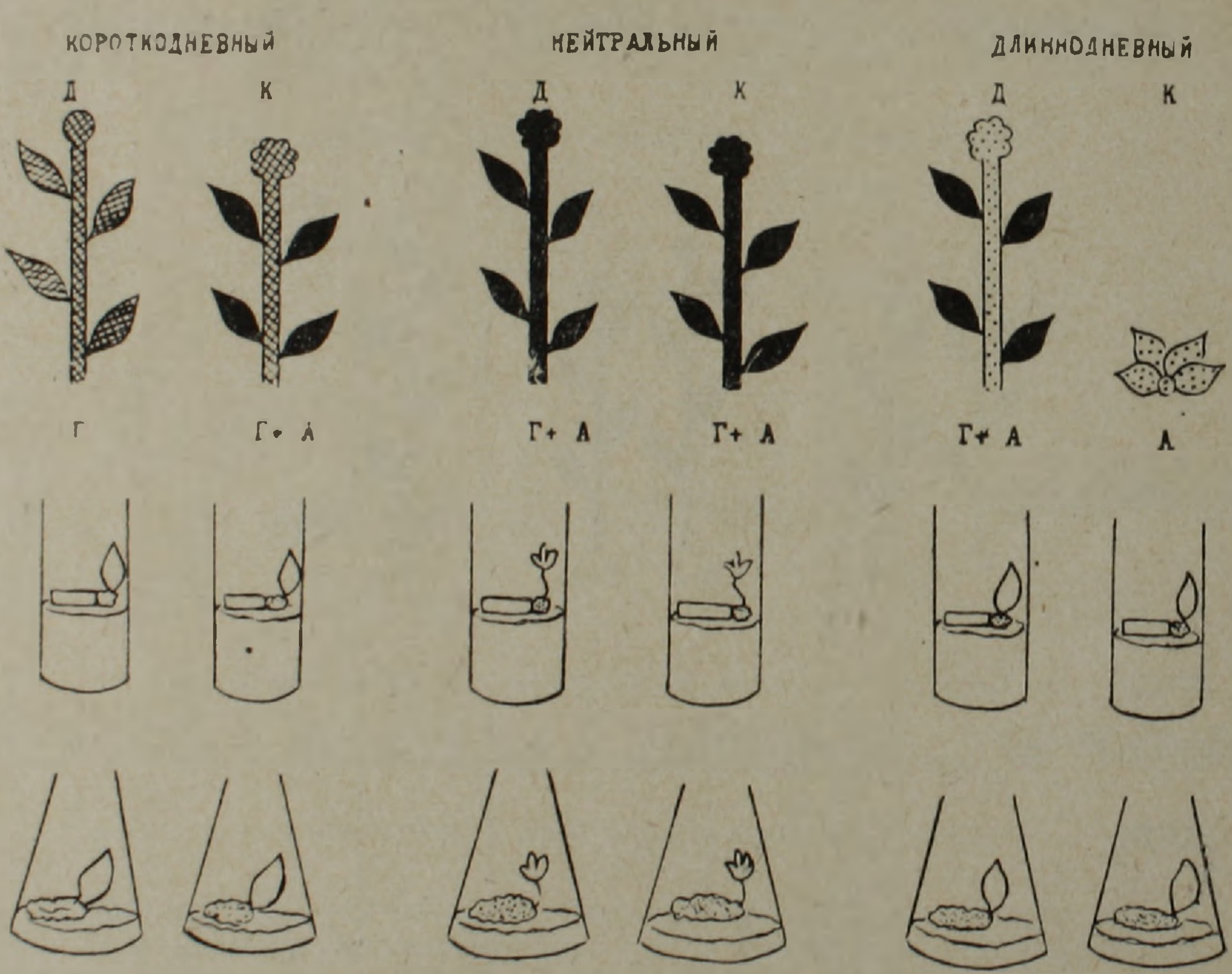


Рис. 12. Сочетание результатов изучения процессов фотопериодической регуляции на листовой модели и изучения процессов автономной регуляции на каллусной модели цветения. Верхний ряд—воспроизведение схемы 1970 года (рис. 11); нижний ряд—морфогенез каллусов отрезков стеблей. Каллусы нейтрального табака Трапезоид с цветущих растений на длинном и коротком дне дают цветочные почки (в центре); короткодневного табака Мамонт с вегетирующих растений длинного дня и цветущих короткого дня одинаково дают вегетативные почки (слева); длиннодневного табака Сильвестриса с цветущих растений длинного дня и вегетирующих короткого дня дают одинаково вегетативные почки (справа) (Схема 1972 г.).

Таким образом, в наших руках в настоящее время и листовая модель для изучения процессов фотопериодической регуляции, и каллусная модель для изучения процессов эндогенной или автономной регуляции. Попытка объединения результатов исследований, проведенных с помощью этих двух моделей, приведена на последней схеме 1972 года. Она дает схематическое объяснение тому, что каллусы фотопериодически чувствительных Мамонта и Сильвестриса, взятых с цветущих растений, остаются в таком же вегетативном состоянии, как и каллусы с вегетирующих растений, тогда как в случае Трапезонда они ведут себя адекватно состоянию растений, с которых взяты. Каллусы с отрезков стеблей с цветущих растений Трапезонда обладают эндогенной способностью к образованию обеих групп гормонов, тогда как каллусы с цветущих растений Мамонта обладают такой же способностью только в отношении гиббереллинов, а у Сильвестриса только в отношении антезинов.

Одновременное и комплексное изучение фотопериодической и автономной регуляции цветения сейчас особенно необходимо в связи с последними достижениями биологической науки: фотопериодической регуляции—потому что гормоны являются индукторами, влияющими на определенные звенья наследственного механизма; автономной регуляции—потому что эти звенья как раз и определяют тот или иной ход работы наследственного механизма.

В этой связи позволю себе закончить свое повествование аналогией, которая, не имея силу прямого аргумента, помогает нам яснее представить себе картину взаимоотношения факторов внешней среды и факторов генетических. Как на пианино при полном наборе клавиатуры искусные руки пианиста приводят в движение определенные клавиши и их сочетания, и рождается и звучит красивая мелодия, так и в геноме растений внешние факторы, а затем и внутренние эффекторы приводят в действие определенные гены и их сочетания, и растения ведут свою жизненную симфонию.

В заключение хочу поблагодарить своих учителей как Университетского периода, так и более поздних этапов научной работы, обратиться к их светлой памяти. Хочу поблагодарить своих помощников и товарищей по работе, работавших со мной в разные периоды научной жизни, работающих со мной и теперь—без них я не смог бы представить изложенной мною истории научных исканий.

Институт физиологии растений
им. Тимирязева АН СССР

Поступило 12.XII 1972 г.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 577.15

Г. Т. АДУНЦ, Л. В. САРКИСЯН

УЧАСТИЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ АКТИВНОСТИ ЩЕЛОЧНОЙ ФОСФАТАЗЫ

Приведены возможные механизмы регуляции активности щелочной фосфатазы почек и слизистой оболочки тонких кишок белых крыс адреналином и аскорбиновой кислотой. Без воздействия указанными соединениями ферментативная активность гомогенатов тканей выявляется не полностью. По-видимому, под действием адреналина и аскорбиновой кислоты фермент переходит в активную форму. Часть его, возможно, находится в неактивной форме, так как цинк в его активном центре связан с SH-группами. При воздействии на фермент тиоловых ядов из активного центра удаляются SH-группы, и, таким образом, активность щелочной фосфатазы удваивается, а иногда и утраивается.

Полученные данные дают нам основание предположить, что в регулировании активности щелочной фосфатазы важную роль играют адреналин и аскорбиновая кислота.

Характерное для обмена веществ сочетание гибкости и устойчивости реализуется на уровне клетки тонкой координацией скоростей многочисленных ферментативных реакций. Этому способствует то обстоятельство, что многие ферменты не проявляют в обычных условиях всей своей каталитической мощи [6, 7] и что активность фермента способна колебаться в широких пределах в зависимости от функционального состояния организма.

Так, из работ Драбкина и Марша [12] известно, что при выраженном аллоксановом диабете активность щелочной фосфатазы в несколько раз увеличивается. Авторы этот эффект объясняют доминированием адреналовой системы над инсулярной. Изучением прямого действия адреналина на щелочную фосфатазу занимался Андерсен [10]. Он выяснил, что при добавлении в среду адреналина в концентрации 0,2—0,5 М резко подавляется активность этого фермента.

Нашими работами было показано, что большие дозы адреналина, в количестве 0,2—0,5 М, действительно подавляют активность фермента, тогда как сравнительно малые его дозы ($3 \cdot 10^{-1}$ М), наоборот, резко повышают ее [3, 4]. Однако механизм действия адреналина на активность щелочной фосфатазы остается все еще не раскрытым. Поэтому в нашу задачу входило исследовать влияние различных концентраций адреналина, аскорбиновой кислоты и ионов магния на активность щелочной фосфатазы почек белых крыс; влияние цистеина и цинка на актив-

ность щелочной фосфатазы, влияние тиоловых реагентов на активность щелочной фосфатазы.

Перечисленные реагенты избраны нами для выяснения механизма активации фермента адреналином.

Методика. Опыты ставились на почках и слизистой оболочке тонких кишок белых крыс весом 80—100 г. Активность щелочной фосфатазы определялась в гомогенатах тканей по методике, описанной в наших предыдущих работах [1, 2]. На фоне контрольных опытов изучалось влияние адреналина, аскорбиновой кислоты, цинка, меди, цистеина, цистина, пара-хлормеркурибензоата, монойодуксусной кислоты и магния на активность щелочной фосфатазы.

Активность фермента рассчитывали по количеству отщепившегося от β-глицерофосфата неорганического фосфора в мг на 1 г сырого веса ткани в течение 15- или 30-минутной инкубации.

Экспериментальная часть. На рис. 1 приводятся данные, касающиеся совместного и раздельного влияния адреналина, аскорбиновой кислоты и магния на активность щелочной фосфатазы почек белых

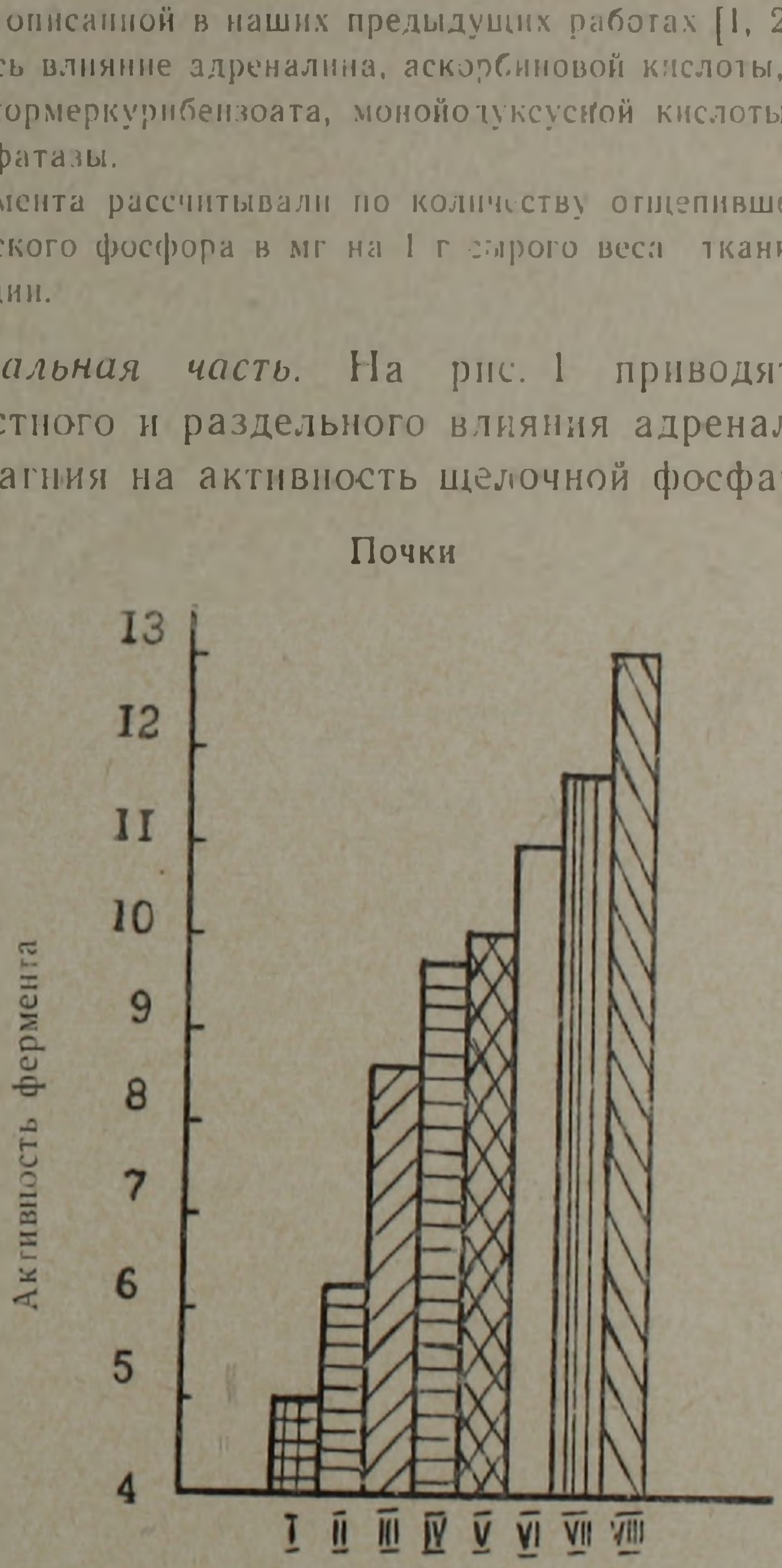


Рис. 1. Норма, II—$MgCl_2$ $5 \cdot 10^{-3}$ М, III—аскорбиновая кислота+$MgCl_2$, IV—аскорбиновая кислота $3 \cdot 10^{-4}$ М, V—аскорбиновая кислота+адреналин, VI—аскорбиновая к-та+адреналин+$MgCl_2$, VII—адреналин $3 \cdot 10^{-4}$ М, VIII—адреналин+$MgCl_2$.

крыс. Эти данные представляют собой средние величины десяти опытов, где активность фермента в норме колеблется в пределах 3,5—7,25 мг Р/г ткани, средней величиной является 5,3 мг Р/г ткани. Под влиянием адреналина активность фермента достигает 11,45 мг, что вдвое превы-

шает норму. Под влиянием ионов магния она увеличивается по сравнению с нормой лишь на 20—25%. Совместное воздействие магния и адреналина превосходит сумму эффектов, вызываемых адреналином и магнием в отдельности, достигая 13,75 мг. Этот факт, по-видимому, отражает различный характер активации ионами магния и адреналином. Аскорбиновая кислота повышает активность щелочной фосфатазы на 80%. Подобные данные получены и Китаямой [13]. Одновременное использование двух активаторов (аскорбиновая кислота, адреналин) повышает активность фермента также почти в два раза. При одновременном добавлении к реакционной смеси адреналина, аскорбиновой кислоты и магния наблюдается повышение ферментативной активности также в два раза. Наилучший активирующий эффект оказывает комбинация адреналина и магния, самый же слабый эффект получен при действии магния. Промежуточное положение по силе воздействия занимает аскорбиновая кислота.

Почки

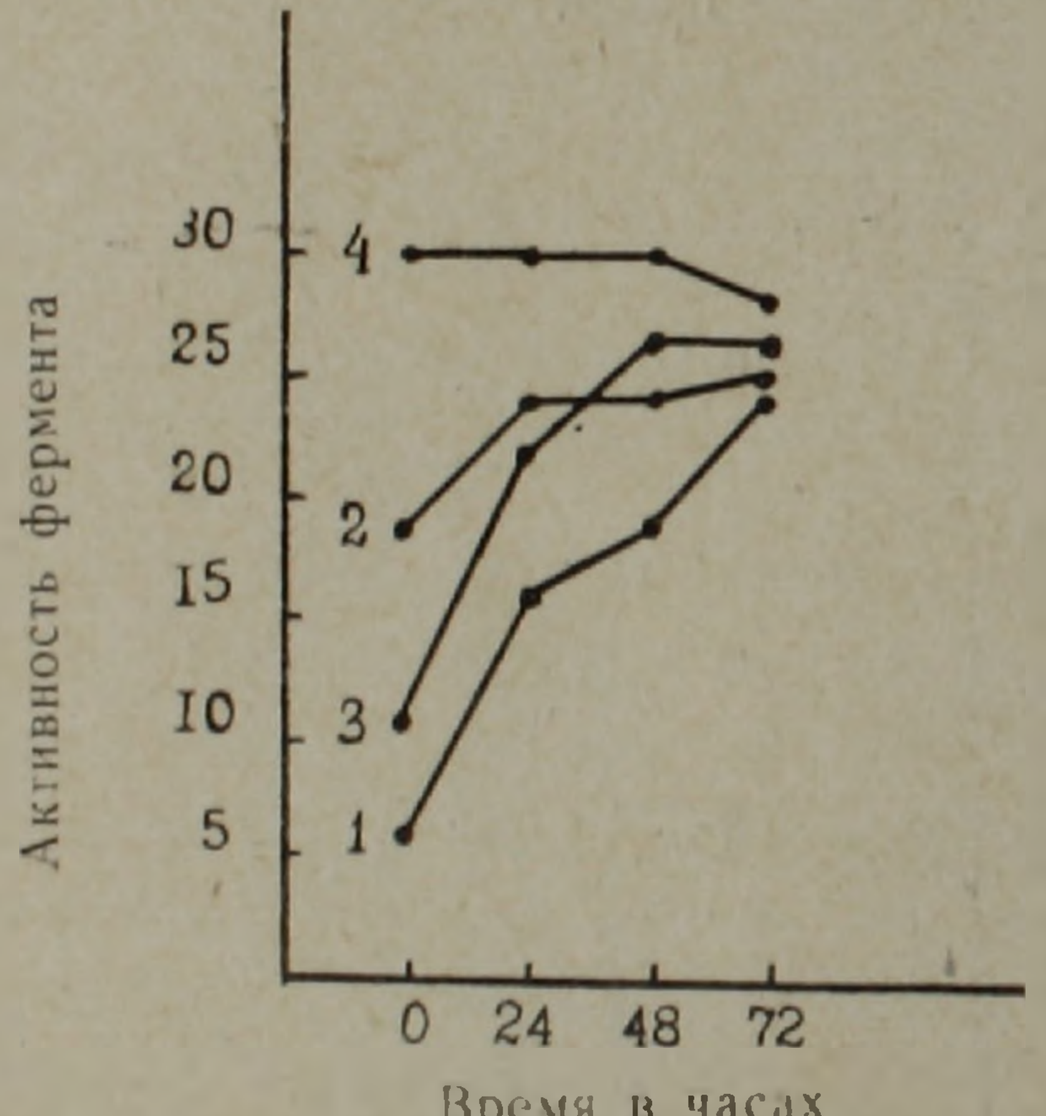


Рис. 2. I—Норма, II—Адреналин $3 \cdot 10^{-4}$ М, III—$MgCl_2$ $5 \cdot 10^{-3}$ М, IV—Адреналин + $MgCl_2$.

В следующей серии наших опытов (рис. 2) изучалась активность щелочной фосфатазы в условиях добавления адреналина к свежему и хранившемуся (24, 48, 72 час.) гомогенату.

Предварительные опыты показали, что аскорбиновая кислота и адреналин значительно отличаются по силе своего воздействия на активность щелочной фосфатазы свежего и хранившегося в течение 2—3 час. на холоду (2°С) гомогената.

Из литературных данных известно, что целостные клетки и свежий гомогенат [11] не проявляют ферментативную активность в полную мощь. Если гомогенат хранился (24 час.) при температуре в пределах 2°, активность щелочной фосфатазы в нем увеличивалась в 2—3 раза [2].

Нами исследовалось влияние адреналина на активность фермента на фоне старения гомогената. Если в свежем гомогенате почек крыс ад-

реналин активирует щелочную фосфатазу в 2—3 раза, то со старением его это влияние ослабевает, сводясь к нулю спустя 48—72 часа. Таким образом, механизм активирующего действия адреналина на щелочную фосфатазу кажется загадочным. Непонятно, каким образом адреналин активирует щелочную фосфатазу свежих гомогенатов, не влияя в то же время на активность фермента в состарившемся гомогенате.

Анализируя данные, приведенные на рис. 2, в котором суммированы результаты 6 опытов, нетрудно заметить, что в свежем гомогенате проявляется лишь 1/5 часть общей ферментативной активности, а в хранившемся в течение 72 час. гомогенате активность фермента проявляется в полной мере. На этом фоне адреналин не оказывает активирующего воздействия на фермент. Отсюда следует, что адреналин действует на ту часть его, которая находится в неактивном состоянии. Он способствует переходу неактивных молекул фермента в активные формы. Этот процесс может протекать и без наличия какого-либо реагента, но требует гораздо большего времени. Так, при хранении гомогената в стерильных условиях на холоду (±2°) происходит медленная активация фермента. В результате сопутствующих окислительно-восстановительных процессов высвобождается «замаскированная» (неактивная) часть молекул его.

Нам кажется неубедительным объяснение повышения активности фермента в хранящемся гомогенате простой экстракцией щелочной фосфатазы из структурных клеточных элементов в окружающую среду. По-видимому, фермент блокируется низкомолекулярными соединениями. Однако остается невыясненным, какие именно соединения, связывающие активный центр фермента, столь быстро высвобождаются под действием катехоламинов. Возможно, что этим оксидо-редуцирующим веществом является цистеин.

Согласно данным литературы, щелочная фосфатаза относится к тиоловым ферментам [8, 9, 16]. Известно также, что между цинком и SH-группами существует высокое сродство, осуществляемое координационной связью [5, 12]. Это послужило основанием для изучения действия различных концентраций цинка и цистеина на активность щелочной фосфатазы.

Постановка вопроса заключалась в том, что если щелочная фосфатаза действительно является тиоловым ферментом, то соответствующие концентрации цистеина должны были повысить в той или иной мере активность этого фермента. Далее, если цинк является составной частью активного центра фермента, то совместное действие его и цистеина на увеличение активности щелочной фосфатазы должно было быть очевидным. Этим вопросам была посвящена следующая серия опытов. Исследовалась активность щелочной фосфатазы почек белых крыс в норме, которая составляла в среднем 6,06 мг для пяти опытов, и при добавлении различных концентраций реагентов (рис. 3).

Установлено, что цинк в концентрации 10^{-3} М почти в два раза подавляет ферментативную активность, а при 10^{-4} М она остается почти

неизменной. С понижением концентрации в реакционной смеси активность фермента значительно повышается, в частности при 10^{-5} М— вдвое. Бимодальный характер действия цинка объясняется тем, что в высоких концентрациях (10^{-3} М), соединяясь с белком-ферментом, он образует хелаты, по-видимому, снижающие его растворимость и приводящие к падению его активности. Небольшие же концентрации этого катиона восполняют потребность в нем активного центра фермента и в конечном итоге повышают активность щелочной фосфатазы.

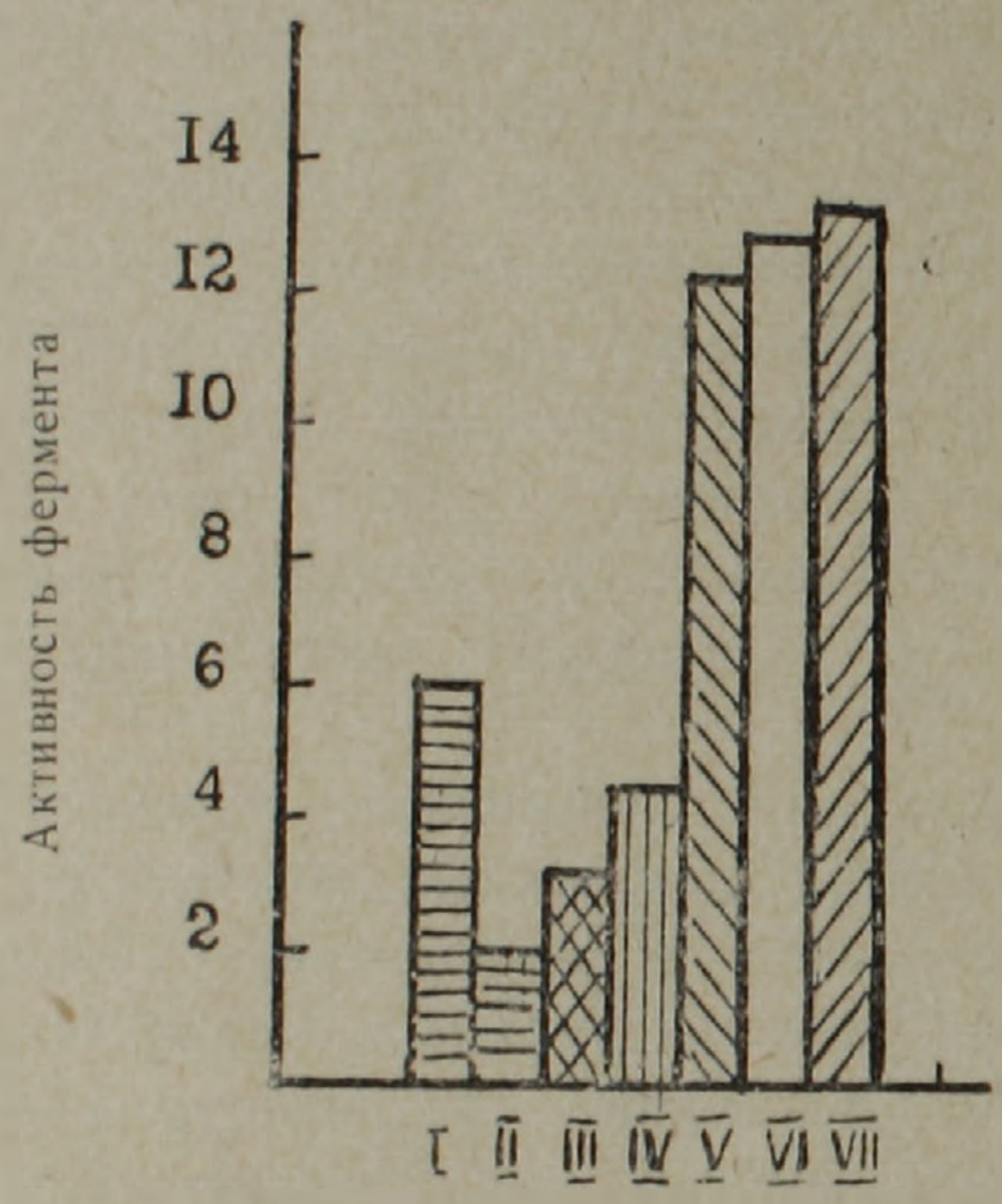


Рис. 3.

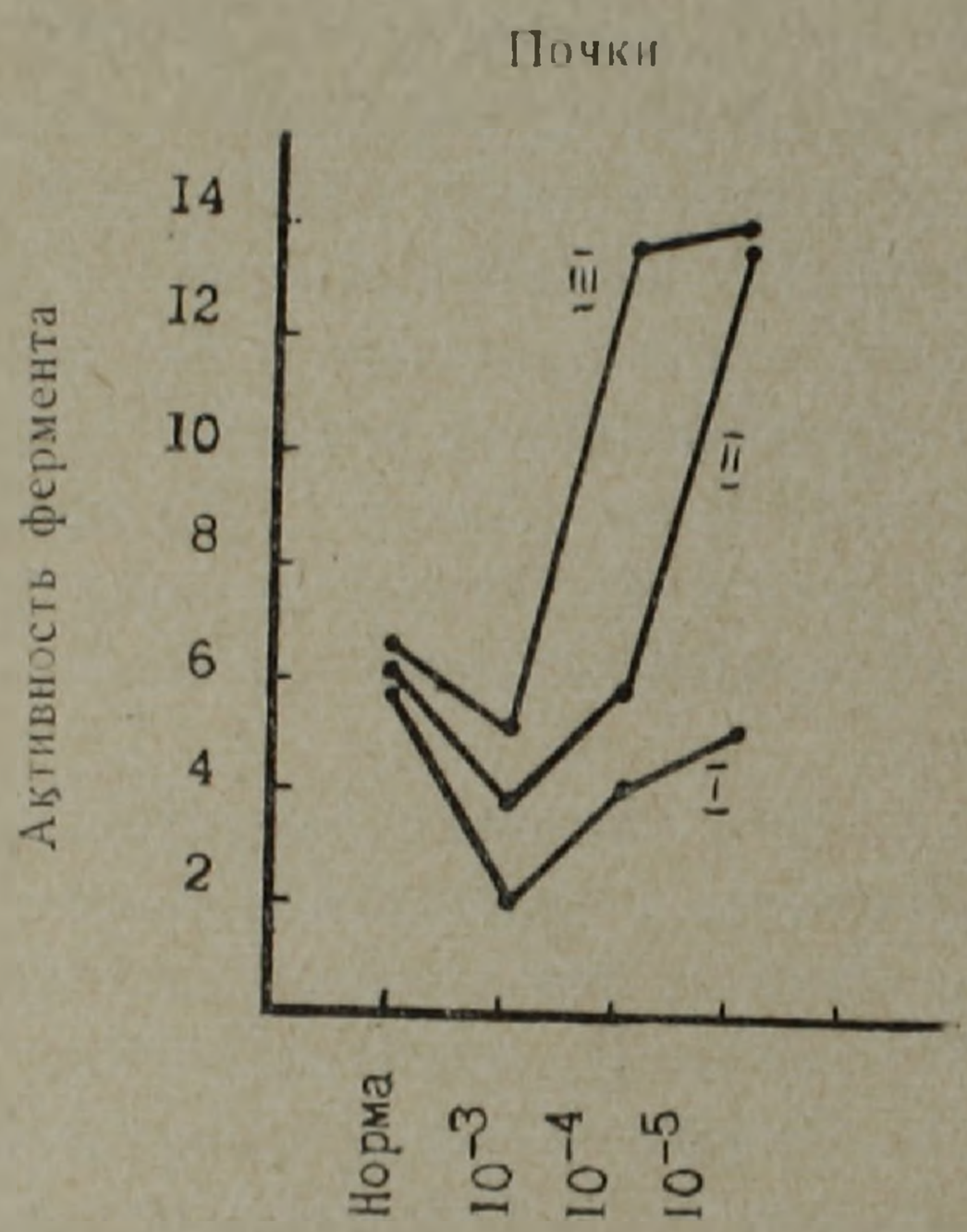


Рис. 4.

Рис. 3. I—Норма, II—Цистеин 10^{-3} М, III—Цинк 10^{-3} М, IV—Цистеин 10^{-5} М, V—Цистеин 10^{-5} М, VI—Цинк 10^{-5} М, VII—Цистеин 10^{-3} + Цинк 10^{-5} М.

Рис. 4. I—Цистеин, II—Цинк, III—Цистеин+Цинк.

Цистеин во всех взятых концентрациях, от 10^{-3} до 10^{-5} М, подавляет активность фермента. При этом с повышением концентрации его соответственно увеличивается и ингибирующий эффект его. Концентрации 10^{-6} — 10^{-7} М не оказывают никакого влияния на активность щелочной фосфатазы.

Как указывалось выше, щелочная фосфатаза рассматривается как тиоловый фермент [9]. Поэтому надо полагать, что хотя бы одна из использованных концентраций цистеина должна была повысить активность этого фермента. Выяснилось, что цистеин не только не активирует, но и, наоборот, резко подавляет ферментативную активность. Следовательно, можно усомниться в том, что щелочная фосфатаза является классическим тиоловым ферментом.

Цинк и цистеин в концентрациях 10^{-3} М, каждый в отдельности, понижают активность почечной фосфатазы в два раза (рис. 4). В то же

время при одновременном воздействии обоих реагентов в указанной концентрации падение активности бывает гораздо меньшим (менее, чем действие любого отдельно взятого реагента). При одновременном воздействии их в концентрации 10^{-4} М наблюдалось увеличение активности фермента в два раза. Такой же эффект отмечается при совместном действии тех же реагентов в концентрации 10^{-5} М. По-видимому, при одновременном использовании цинка и цистеина в концентрации 10^{-4} М цинк связывается в своей значительной части с цистеином, в результате чего концентрация его снижается от тормозящей до активирующей зоны. Одновременно падение количества цистеина также снижает его ингибирующий эффект. Можно заключить, что между цинком и цистеином имеется определенное сродство. Не исключено, что благодаря такому взаимодействию между цистеином и цинком осуществляется регуляция ферментативной активности как in vivo, так и in vitro.

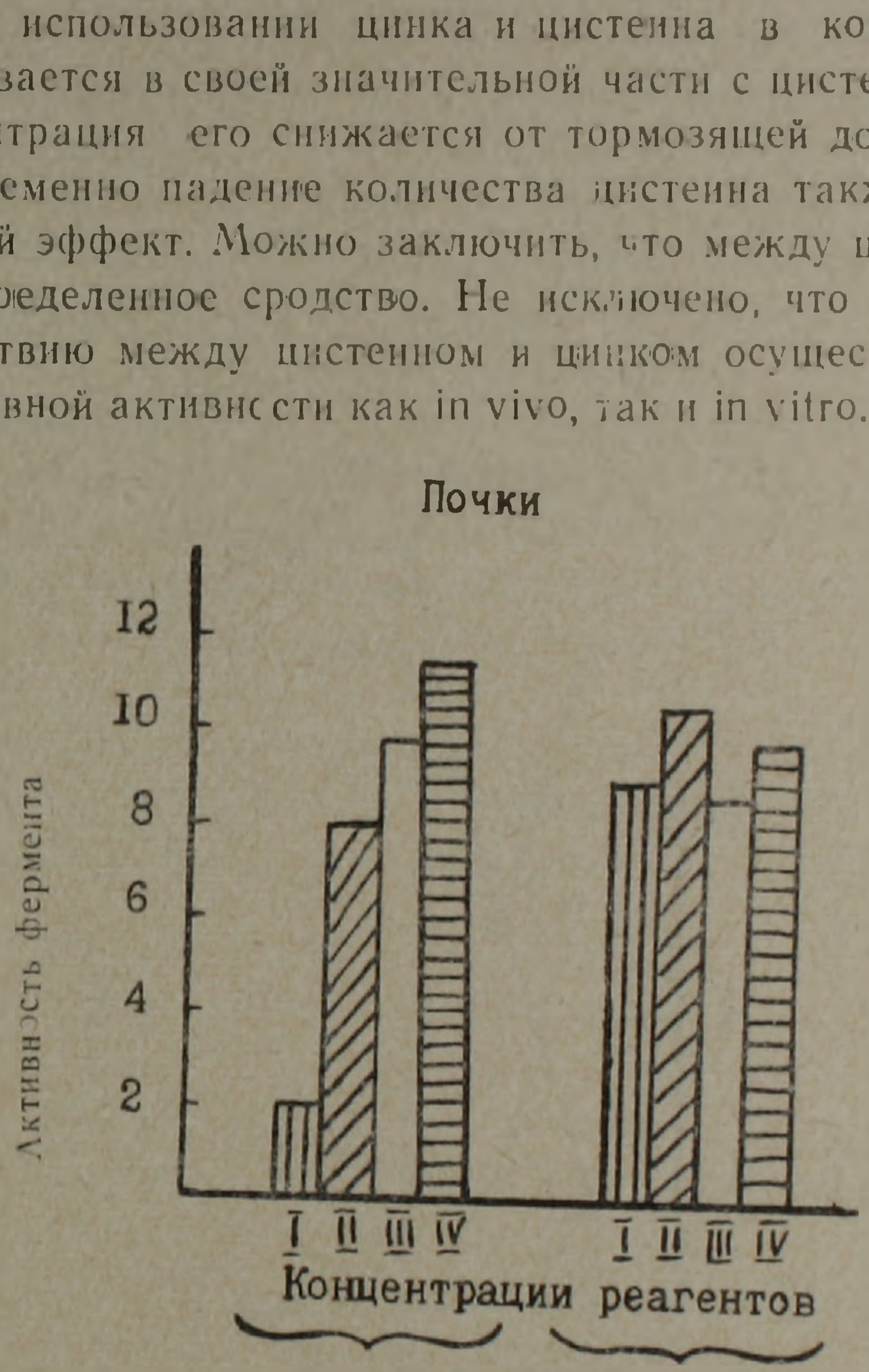


Рис. 5. I—Норма, II—Цистин 10^{-3} М, III—Монойодуксусная кислота 10^{-2} М, IV—Пара-хлормеркурибензоат 10^{-3} М

В следующей серии опытов мы изучали изменение активности щелочной фосфатазы почек под влиянием тиоловых реагентов. К инкубационной среде добавлялись нейтрализованная монойодуксусная кислота в концентрации 10^{-2}, 10^{-3} М и п-ХМБ в концентрации 10^{-} М, приготовленный на мединаловом буфере pH 9,6. Кроме тиоловых реагентов, использовался также цистин в концентрации 10^{-3} М. Данные этой серии опытов приведены на рис. 5, из которого следует, что активность фермента в норме при 15-минутной инкубации колеблется в пределах 1,23—3,0 мг P/г свежей ткани (среднее—2,33 мг). В присутствии 10^{-3} М

п-ХМБ она повышается в 5,5 раза, а 10^{-2} М монойодуксусной кислоты — в 5 раз.

Приведенные данные говорят о том, что щелочная фосфатаза, по-видимому, содержит SH-группы, но они, блокируя Zn^{++} активного центра фермента, тормозят его активность. Цистин может вступать во взаимодействие с SH-группами [15], отрывая их от молекулы фермента (обменная реакция) и тем самым повышая его активность.

Интересны результаты, полученные при взаимодействии тиоловых реагентов с щелочной фосфатазой гомогенатов, хранившихся в течение 24 час. в холодных условиях. Как видно из рис. 5, активность фермента в хранившемся гомогенате в 5 раз превышает ферментативную активность свежего гомогената. Цистин, монойодуксусная кислота и п-ХМБ почти не оказывают влияния на ферментативную активность хранившегося гомогената.

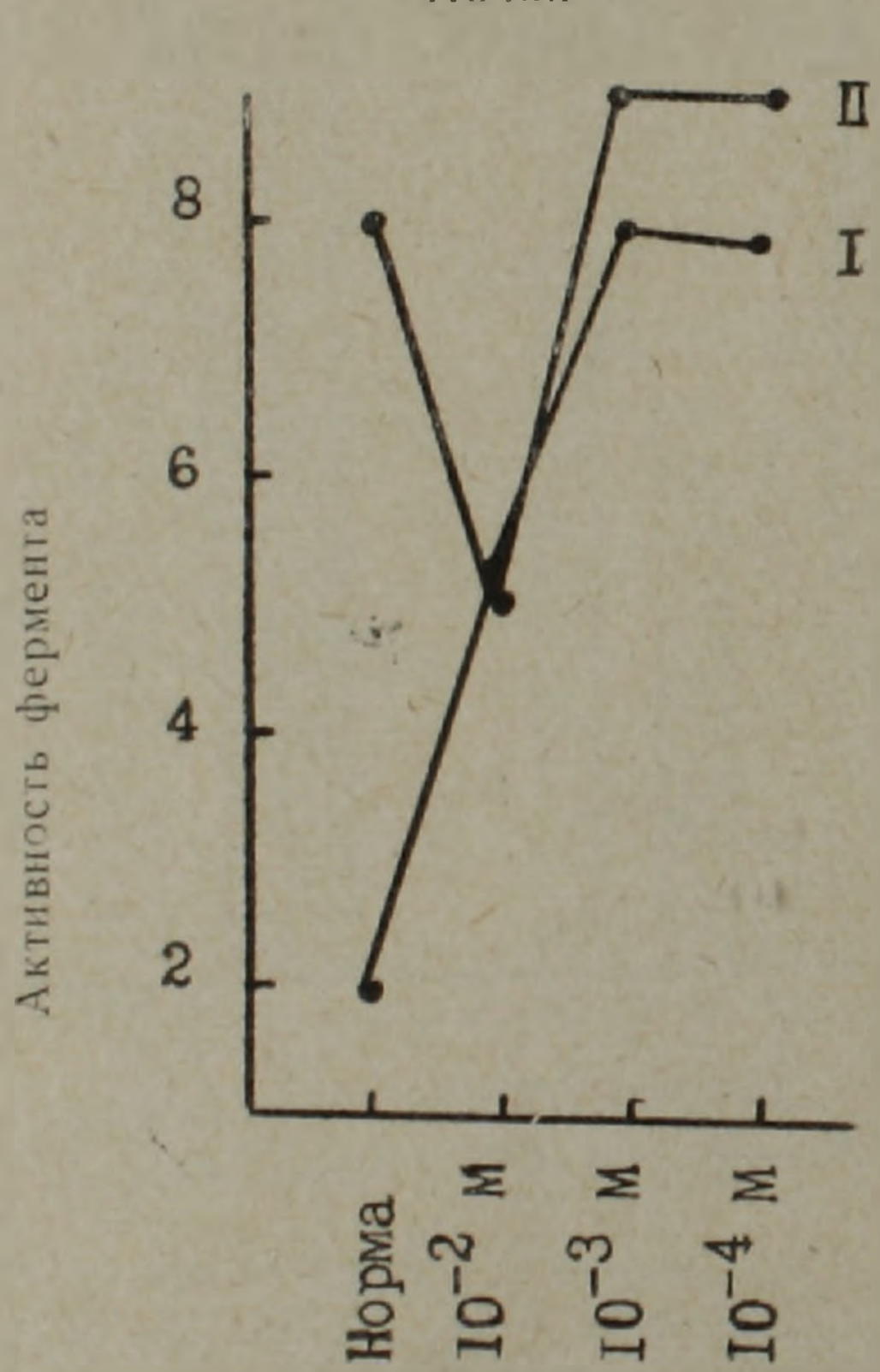


Рис. 6. I—Свежий гомогенат, II—Хранênный гомогенат.

Из этих данных становится ясным, что, действительно, п-ХМБ и монойодуксусная кислота блокируют SH-группы, связанные с Zn^{++} активного центра фермента в свежем гомогенате, повышая активность щелочной фосфатазы. В хранившемся 24 час. гомогенате в присутствии указанных реагентов активации фермента не происходит, так как SH-группы, связанные с цинком, успевают подвергнуться «аутоокислению» [8], что приводит к полному высвобождению фермента. В результате этого происходит повышение суммарной активности фермента. На этом

фоне тиоловые реагенты, естественно, уже не могут оказать какого-либо существенного воздействия на ферментативную активность.

Из литературы известно, что Cu^{+}, Cu^{++} имеют высокое сродство с SH-группами [14]. Между ними происходит взаимодействие, вследствие которого SH-группы окисляются, и фермент освобождается от присоединенных координационными связями SH-групп.

В этом аспекте мы попытались выявить взаимосвязь между концентрацией ионов меди и активностью фермента, определить влияние ионов меди на щелочную фосфатазу в свежем и хранившемся гомогенатах.

Концентрация меди в реакционной среде составляла 10^{-2} — 10^{-4} М. Опыты проводились на свежих и хранившихся в течение 24 час. гомогенатах почек белых крыс, подвергавшихся инкубированию в течение 15 мин при температуре 37°С. Результаты опытов приведены на рис. 6.

Ионы меди в различных концентрациях по-разному влияли на активность щелочной фосфатазы в свежих и хранившихся гомогенатах. В свежем гомогенате медь в концентрации 10^{-2} М повышает активность фермента в 2,5 раза, а в концентрации 10^{-3} и 10^{-4} М — в 4 раза, в хранившемся же 24 час. гомогенате ионы меди в концентрации 10^{-2} М подавляют ее на 60%, при концентрациях 10^{-3}, 10^{-4} М изменений в этом отношении не происходит.

В следующей серии опытов подавлялась активность щелочной фосфатазы почек крыс цистеином, и затем эффект последнего снимался ионами меди (рис. 7). Выяснилось, что цистеин (10^{-3} М) подавляет актив-

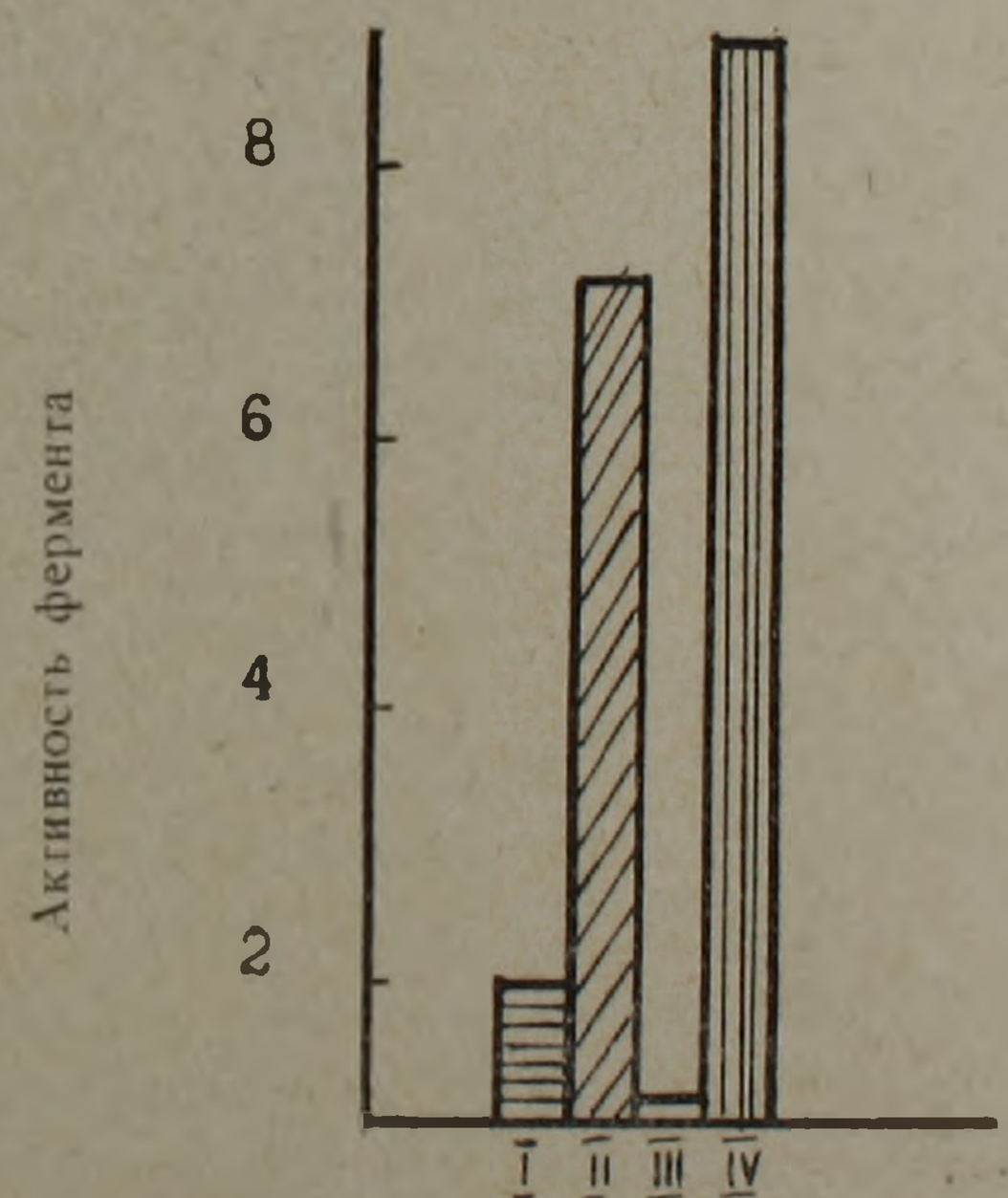


Рис. 7. I—Норма, II—$CuSO_4$ 10^{-3} М, III—Цистеин 10^{-3} М, IV—Цистеин 10^{-3} + $CuSO_4$ 10^{-3} М.

ность фермента более чем в два раза, а Cu^{++} в концентрации 10^{-3} М активирует его в 3,5 раза. Совместное действие указанных концентраций

цистеина и меди повышает активность щелочной фосфатазы в 4,5 раза, что примерно соответствует эффекту только ионов меди. Этот факт говорит о том, что медь полностью снимает ингибирующее действие цистеина. Следовательно, механизм активации фермента ионами меди действительно протекает путем связывания SH-групп.

Ранние наши исследования выявили заметное повышение активности щелочной фосфатазы при пятидесятиградусном нагревании почечных гомогенатов крыс в течение 10 мин. Этот эффект в свое время не был объяснен достаточно убедительно [1]. Однако в последующих экспериментах этот вопрос получил соответствующую интерпретацию. Нас заинтересовала реакция фермента из нагретого гомогената на добавление тиоловых реагентов (п-ХМБ, монойодуксусная кислота), а также цистеина, цинка, цистина в аспекте ее сравнения с ненагретым гомогенатом. Как видно из рис. 8, при 10-минутном нагревании почечного гомоге-

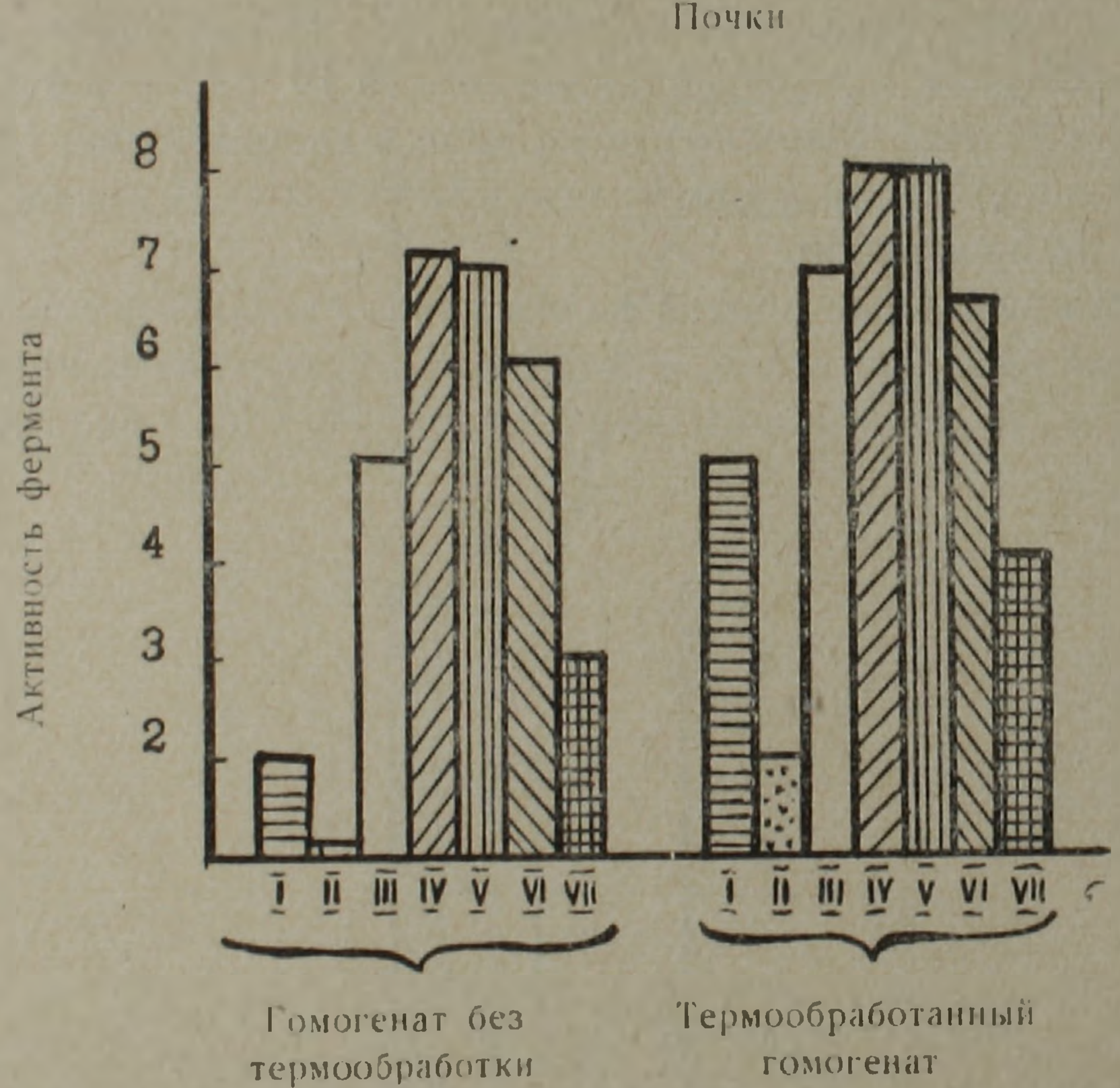


Рис. 8. I—Норма, II—Цистеин 10^{-3} М, III—Монойодуксусная к-та 10^{-2} М, IV—п-ХМБ 10^{-3} М, V—Цистин 10^{-2} М, VI—Цинк 10^{-5} М, VII—Цинк 10^{-4} М.

ната белых крыс при 50° активность фермента значительно повышается. При добавлении к нему цистеина (10^{-} М) она заметно понижается и в нагретом и в контрольном вариантах. Монойодуксусная кислота (10^{-2} М) активирует оба гомогената, однако ненагретый в большей степени. П-ХМБ (10^{-3} М) и цистин (10^{-2} М) повышают активность фермента в обоих гомогенатах равнозначно. Однако повышение ферментативной активности также значительнее в ненагретом гомогенате, чем в нагретом. Цинк в концентрации 10^{-5} М понижает активность в термообработанном гомогенате и несколько повышает в гомогенате без

термообработки. Повышение активности щелочной фосфатазы в результате термообработки гомогенатов почек крыс (50°С, 10 мин) как и в случае хранения его, мы склонны объяснить окислением SH-групп, связывающих в обычных условиях активный центр фермента.

Известно, что эффективным тиоловым реагентом также является кадмий. В последней серии опытов мы изучали влияние разных концентраций его (10^{-2} — 10^{-6} М) на активность щелочной фосфатазы почек и слизистой оболочки тонких кишок белых крыс (рис. 9). Приведен-

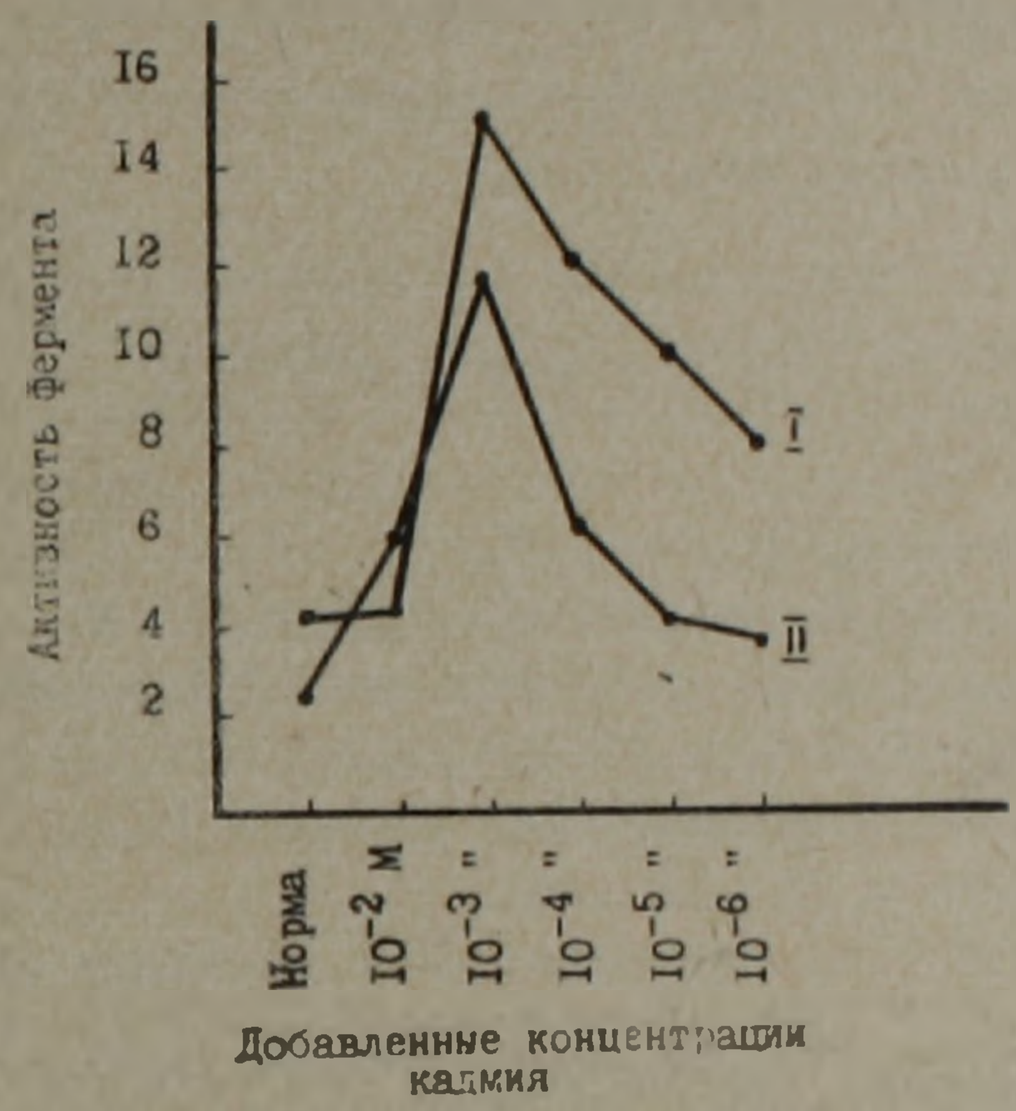


Рис. 9. I—слизистая оболочка тонких кишок, II—почки.

ные данные показывают, что большие концентрации кадмия (10^{-3} М) не оказывают влияния на активность фермента почек, однако уже 10^{-3} М резко повышает ее как в почках, так и в слизистой оболочке тонких кишок. При понижении концентрации реагента активность фермента постепенно снижается, не доходя до нормы в обеих тканях. В то же время кадмий в концентрации 10^{-6} М не изменяет активности фермента почек, тогда как в слизистой оболочке тонких кишок эффект повышения ее достигает почти половины максимальной величины.

Институт биохимии
АН АрмССР

Поступило 19.VI 1972 г.

Գ. Բ. ԱՂՈՒՆԻ, Լ. Վ. ՍԱՐԳՍՅԱՆ

ՄԻ ՔԱՆԻ ԱՋՊԱԿՆԵՐԻ ՄԱՆԱՆԱԿՅՈՒԹՅՈՒՆԸ ՀԻՄՆԱՅԻՆ ՖՈՍՖԱՏԱՋԱՅԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ ՄԵՋ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում քննարկվում է սպիտակ առնետների երիկամների և բարակ աղիների լորձաթաղանթի հիմնային ֆոսֆատազի ակտիվության կարգավորման հարմանական մեխանիզմը՝ ադրենալինի և ասկորբինաթթվի կողմից։ Այդ

հյուսվածքների հոմոգենատները ամրողջովին չեն ցուցաբերում իրենց ֆերմենտատիվ ակտիվություններ՝ առանց վերը նշված միացությունների։

Ադրենալինի և ասկորբինաթթվի դերը կայանում է նրանում, որ ֆերմենտի ոչ ակտիվ մոլեկուլը վեր է ածվում ակտիվ ձևի։ Ֆերմենտի ոչ ակտիվ ձևը այն է, որտեղ ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնի ցինկը միացած է SH-խմբերի հետ։ Երբ բիոլային թույների օգնությամբ SH-խմբերը հեռացվում են ֆերմենտի ակտիվ կենտրոններից, ֆերմենտի ակտիվություններ կրկնապատկվում կամ եռապատկվում է։

Ստացված տվյալները հիմք են տալիս ենթադրելու, որ օրգանիզմում հիմնային ֆոսֆատազայի ակտիվության կանոնավորման գործում ադրենալինը և ասկորբինաթթուն կարևոր դեր ունեն։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Адуни Г. Т.* Изв. АН АрмССР, 15, 1, 1962.
2. *Адуни Г. Т., Саркисян Л. В.* Изв. АН АрмССР, 15, 7, 1962.
3. *Адуни Г. Т., Саркисян Л. В.* Вопросы биохимии, 3, 115, 1963.
4. *Адуни Г. Т., Саркисян Л. В.* Изв. АН АрмССР, 17, 10, 51, 1964.
5. *Вильямс Р. Дж.* V международный биох. конгресс, 1961.
6. *Кафиани К. А.* Ферменты, М., 269, 1964.
7. *Крепс Е. М., Смирнов А. А., Четвериков Д. А.* Биохимия нервной системы. Киев, 125, 1954.
8. *Торчинский Ю. М.* Успехи совр. биол., 51, 3, 261, 1961.
9. *Торчинский Ю. М.* Биохимия, 29, 534, 1964.
10. *Anderson H. B.* BBA., 54, 110, 1961.
11. *Bethen F., De Duve C.* Biochem. J., 50, 174, 1951.
12. *Drabkin D. L., Marsh J. B.* J. Biol. Chem., 168, 777, 1947.
13. *Kitayama H. Y., Wakayama T.* Med. Soc., 10, 4, 1063, 1959.
14. *Kolthoff L. M., Stricks W.* J. Amer. Chem. Soc., 73, 1728, 1951.
15. *Philo A., Change R.* J. Biol. Chem., 297, 1356, 1962.
16. *Willer B. H.* J. Cell. Compar. Physiol., 43, Suppl. 1, 307, 1954.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 591.88

А. А. СИМОНЯН, К. С. АБРАМЯН, М. А. РОСТОМЯН, Р. А. СТЕПАНЯН

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ МИТОХОНДРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА КУР В ОНТОГЕНЕЗЕ

Проводилось электронномикроскопическое исследование изолированных митохондрий головного мозга кур в различные периоды эмбрионального и онтогенетического развития (15, 18, 21-дневные эмбрионы, 5-дневные цыплята и взрослые куры). Обнаружены определенные структурные изменения этих органоидов: постепенное увеличение количества митохондрий и их размеров в ходе эмбриогенеза, при постоянном соотношении длины к ширине, а также изменения во внутренней структуре, сопровождающиеся увеличением количества и протяженности крист. Намечалось увеличение общей поверхности внутримитохондриальных мембран в процессе развития, свидетельствующее об интенсификации процессов дыхания и фосфорилирования, т. е. о большей функциональной активности.

В предыдущих работах [2, 6—8] было показано, что в процессе развития куриных эмбрионов в энергетическом метаболизме мозговой ткани имеет место ряд важных изменений, характеризующих определенные периоды эмбриогенеза. Выяснилось, что в митохондриях, выделенных из мозга эмбрионов, начиная с 13-го дня и до вылупления цыпленка поглощение кислорода постепенно усиливается. Одновременно с этим коэффициент соотношения окисления и фосфорилирования (P/O) уменьшается. В исследуемые периоды эмбрионального развития активность АТФазы в мозгу (КФ 3.6.1.3), а также цитохромоксидазы (КФ 1.9.3.1) и сукциндегидрогеназы (КФ 1.3.99.1) постепенно возрастает. С возрастом эмбрионов увеличивается и количество адениннуклеотидов (АТФ, АДФ и АМФ). Приведенные результаты исследований свидетельствуют о том, что окислительно-восстановительные процессы, протекающие в мозгу развивающегося цыпленка, резко усиливаются в поздние периоды эмбрионального развития.

Исходя из вышеприведенных данных, представляется целесообразным проведение электронномикроскопических исследований митохондрий головного мозга куриных эмбрионов в различные периоды развития, поскольку известно, что как в мозгу, так и в других тканях перенос электронов в дыхательной цепи и процессы фосфорилирования неразрывно связаны с митохондриями [4, 14].

Благодаря широкому применению электронной микроскопии за последнее десятилетие достигнуты большие успехи в области исследования морфологических и структурных особенностей митохондрий мозга. Изучение структуры и метаболических проявлений митохондрий является

особенно важным ввиду того, что эти клеточные органоиды представляют собой наиболее яркий пример структурно-функционального единства.

Строение митохондрий нервной клетки не обнаруживает значительных отклонений от типичной для этих образований структуры и характеризуется наличием двойной оболочки с отходящими внутрь кристами. По данным Шьестранда [24] и Люси [17], наряду с обычными митохондриями (размерами 2500—7500 Å), в дендритах встречаются органоиды более крупных размеров. В мозговых клетках большое скопление митохондрий отмечается в контактных аппаратах — в синапсах и шипиках [12, 13, 20].

Митохондрии, расположенные в разных отделах нервной ткани или в разных нервных клетках, могут отличаться своей электроннооптической плотностью [5]. Так, например, в теле нервной клетки митохондрии светлые, со слабовыраженными кристами, а в отростках, прилегающих к нервной клетке,— темные, осмифильные, кристы в них многочисленны, но недостаточно отчетливо видны из-за электронноплотного матрикса.

Кристы митохондрий нервной клетки характеризуются небольшой толщиной [23]. Величина, количество и ориентация их в цитоплазме одной нервной клетки довольно вариабельны [5]. В одних они идут параллельно длинной оси органоида, в других — перпендикулярно к ней, в некоторых направление косопродольное.

Матрикс митохондрий клеток мозга светлый, прозрачный, обычно гомогенный, но в некоторых случаях в нем можно обнаружить тончайшие нити или мелкие гранулы высокой электроннооптической плотности. Известно, что эти гранулы являются местами связывания двухвалентных катионов, и в частности Mg и Ca [21, 26].

Задачей данной работы явилось исследование некоторых особенностей морфогенеза митохондриального аппарата клеток мозга куриных эмбрионов в различные периоды их онтогенетического развития.

В литературе имеются данные относительно электронномикроскопического исследования формирования скелетных мышц куриного эмбриона в ранние периоды эмбриогенеза [10, 11]. Изучалось становление клеток печени цыпленка на ранних стадиях эмбрионального развития [16, 18]. Работы Гамори и Хуфик [15], де Лоренцо и Дарина [9] посвящены электронномикроскопическому изучению ганглионарных узлов сетчатки цыпленка. Однако изучению морфогенеза и ультраструктурных особенностей митохондрий нервных клеток в ходе эмбрионального и онтогенетического развития птиц посвящены лишь единичные работы [1, 3].

Материал и методика. Для исследования использовались митохондриальные фракции мозга 15, 18, 21-дневных эмбрионов, а также 5-дневных цыплят, которые сопоставлялись с митохондриями, выделенными из мозговой ткани взрослых кур. Особое внимание уделялось форме, количеству и размерам митохондрий, содержанию крист и их расположению.

Осадок митохондриальных фракций, полученных методом, описанным ранее [2, 6, 7], фиксировали 2% раствором четырехокиси осмия, приготовленным на среде для вы-

деления митохондрий (0,25 М сахароза—0,02 М трис HCl буфере, pH 7,4). Обезвоживание фиксированных препаратов производили в этаноле восходящей концентрации от 40° до абсолютного спирта с интервалами в 10° (от 40° до 60° при 4°С, далее при комнатной температуре). 70° спирт содержал 2% уранилацетата, а первая смена абсолютного спирта—1% фосфорновольфрамовой кислоты. В каждой смене спирта объекты находились не более 20—30 мин. В качестве заливочной среды использовали аралдит. Ультратонкие срезы, полученные на ультрамикротоме LKB 8800 A, дополнительно контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу [22] в модификации Венабля и Когешаля [25]. Препараты исследовали в электронном микроскопе BS 413 A при ускоряющем напряжении 80 кв и апертурной диафрагме 30 мк. Подсчет и фотографирование митохондрий производились при инструментальном увеличении 25000×.

Результаты исследований. Электронномикроскопическое изучение изолированных митохондрий головного мозга кур в различные периоды эмбриогенеза показало, что эти органоиды имеют овальную, округлую или удлиненную форму (рис. 1—5). Матрикс большинства митохондрий выглядит прозрачным и не содержит какой-либо зернистости. На кристах в единичных случаях имеются электроноплотные гранулы.

Таблица 1

Изменение содержания митохондрий мозга кур в различные периоды эмбрионального и постэмбрионального развития*

Дни развития	Количество митохондрий
15	12,8
18	16,0
21	18,4
5-дневные цыплята	19,4
Взрослые куры	11,0

* Усредненные данные исследований 10—15 полей зрения электронного микроскопа при увеличении 25000 ×.

Данные, приведенные в табл. 1, свидетельствуют о том, что количество митохондрий в нервных клетках головного мозга кур начиная с 15-го дня развития и до вылупления цыпленка увеличивается. У 5-дневных цыплят, по сравнению с 15-дневными эмбрионами, изменение этого показателя составляет 151%. Увеличение количества митохондрий было показано и в нейробластах спинальных ганглиев развивающегося эмбриона [19].

В мозгу взрослых кур содержание митохондрий заметно сокращается по сравнению с эмбрионами.

В ходе эмбрионального развития кур наблюдаются также изменения величины митохондрий. Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что размеры (длина и ширина) митохондрий клеток мозга увеличиваются в процессе развития. Так, например, у 15-дневных эмбрионов средняя длина митохондрий мозга составляет 3740 Å. По мере развития эмбриона отмечается постепенное возрастание величины митохондрий, ко-

Таблица 2

Размеры митохондрий (в Å) головного мозга кур в различные периоды эмбрионального и постэмбрионального развития

Дни развития	Длина			Ширина			Длина/ширина
	минимальная	максимальная	средняя	минимальная	максимальная	средняя	
15	1400	10900	3740	910	3630	2000	1,87
18	1270	9900	3800	910	3630	2000	1,90
21	2360	5820	4000	910	3630	2310	1,73
5-дневные цыплята	1810	7270	5020	1810	4000	2580	1,94
Взрослые куры	2180	7270	4400	910	3630	2360	1,86

торая у 5-дневных цыплят достигает 5020 Å (прирост в 1,3 раза). Такая же закономерность наблюдается и в отношении ширины их. Примечательно, что коэффициент отношения длины к ширине почти постоянен во все изученные периоды эмбриогенеза, что свидетельствует о равномерном развитии митохондрий как в длину, так и в ширину.

Определенный интерес представляют данные, касающиеся изменения внутреннего строения митохондрий в онтогенезе кур. На ранних стадиях эмбриогенеза митохондрии содержат относительно небольшое количество крист (табл. 3), с развитием эмбриона оно увеличивается. Так, по сравнению с 15-дневными эмбрионами содержание крист у 21-дневных составляет около 190%, а у 5-дневных цыплят достигает 230%. Увеличивается также длина крист, которые в ходе развития приобретают извилистые контуры, что способствует увеличению общей поверхности внутримитохондриальных мембран. Расположение крист в различных митохондриях может заметно варьировать. Они обычно ориентированы в трех направлениях: перпендикулярно к длинной оси митохондрий, параллельно ей или под некоторым углом. В отдельных митохондриях кристы располагаются в самых различных направлениях.

Таблица 3

Количество крист в изолированных митохондриях головного мозга кур в различные периоды эмбрионального и постэмбрионального развития

Дни развития	Количество крист
15	5,2 (2—9)
18	6,9 (0—17)
21	9,8 (5—21)
5-дневные цыплята	12,0 (5—22)
Взрослые куры	12,9 (3—18)

В скобках — минимальное и максимальное количество крист в одной митохондрии.

Таким образом, электронномикроскопическое исследование показало, что изолированные митохондрии головного мозга кур в процессе эм-

Рис. 1—3. Митохондриальная фракция из мозга кур в различные периоды эмбрионального развития: 1—митохондрии мозга 15-дневных эмбрионов. 2—митохондрии мозга 18-дневных эмбрионов. 3—митохондрии мозга 21-дневных эмбрионов. Ув. 45000×.

Рис. 4. Митохондриальная фракция из мозга 5-дневных цыплят. Ув. 52000×.

Рис. 5. Митохондриальная фракция из мозга взрослых кур. Ув. 52000×.

брионального развития обладают рядом характерных особенностей. Полученные результаты в общих чертах сходны с данными литературы, касающимися строения изолированных митохондрий мозга крыс в раннем постнатальном периоде развития [3]. Однако митохондрии изученных объектов отличаются определенными признаками, характеризующими различные возрастные периоды. Прежде всего это относится к размерам. На ранних стадиях эмбрионального развития кур преобладают митохондрии малых размеров, округлой или овальной формы с небольшим числом крист, не имеющих строго определенной ориентации. По мере развития происходит увеличение размеров митохондрий и крист, последние располагаются более упорядоченно.

Как известно, на внутренних мембранах митохондрий локализуются комплексы ферментов дыхательной цепи. Возрастание количества крист и соответственно увеличение общей поверхности внутримитохондриальных мембран может свидетельствовать о том, что по мере онтогенетического развития кур митохондрии становятся энергетически более активными.

Примечательно, что отношение длины к ширине митохондрий довольно постоянно и почти не меняется в онтогенезе. В исследованиях Глезера [3] столь же постоянно отношение толщины крист к толщине мембран митохондрий, выделенных у крыс в постнатальном периоде развития, а также соотношение осмиофильных и осмиофобных участков крист и оболочки. Как предполагает автор, эти факты являются определяющими при оценке морфо-функционального состояния митохондрий и отражают строгую молекулярную структуру энзимных компонентов и их пространственную упорядоченность в них.

Приведенные выше морфологические данные, касающиеся изменений изолированных митохондрий головного мозга кур в период их онтогенетического развития, определенным образом коррелируют с полученными нами результатами биохимического изучения энергетических процессов, протекающих в митохондриях в различные периоды эмбриогенеза и онтогенеза [2, 6—8].

Институт биохимии АН АрмССР,
Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 17.XI 1972 г

Ա. Ա. ՕՀՈՆՅԱՆ, Կ. Ս. ԱՐՐԱՀԱՄՅԱՆ, Մ. Ա. ԹՈՍՈՒՄՅԱՆ, Ռ. Ա. ՍՏԵՓԱՆՅԱՆ

ՀԱՎԻԲԻ ԳԼԽՈՒՂԵՂԻՑ ՄԵԿՈՒՍԱՑՎԱԾ ՄԻՏՈՔՈՆԴՐԻԱՆԵՐԻ ԷԼԵԿՏՐՈՆԱ-ՄԻԿՐՈՍԿՈՊԻԱԿԱՆ ՀԵՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆԸ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հետազոտության համար վերցրել ենք 15, 18, 21 օրական սաղմերի և 5 օրական ճտի (ձվից դուրս գալուց հետո) ուղեղից անջատված միտոքոնդրիա-

ներբ։ Համեմատության նպատակով դիտումներ կատարել ենք նաև հասուն հավերի վրա։ Ուսումնասիրության ընթացքում ուշադրության ենք դարձրել հավի սաղմնային զարգացման տարբեր ստադիաներում ուղեղի միտոքոնդրիաների ձևի, քանակի և մեծության, ինչպես նաև նրանց մեջ կրիստաների պատկանակության և տեղադրության վրա։ Համապատասխան կտրվածքներում միտոքոնդրիաների մորֆոգենեզի ուսումնասիրությունը կատարել ենք Tesla BS 413 A *տիպի էլեկտրոնային միկրոսկոպով 25000 անգամ խոշորացումով և հետագա ֆոտոգրաֆիական 2,2 անգամ մեծացումով։*

Ստացված արդյունքները ցույց են տալիս, որ ուղեղային բջջի միտոքոնդրիանները հավերի օնտոգենեզի տարբեր հասակային շրջաններում բնորոշվում են որոշակի առանձնահատկություններով։ Սաղմնային զարգացմանը զուգընթաց ներվային բջիջներում միտոքոնդրիանների քանակը աստիճանաբար շատանում է, և մեծանում են նրանց չափերը (երկարություն և լայնություն)։ Սաղմի հասակի հետ միասին շատանում է կրիստաների պատկանակությունը և նրանց երկարությունը։ Միտոքոնդրիանների չափերի մեծացումը, կրիստաների քանակի շատացումը և համապատասխանաբար ներքին թաղանթների մակերեսի մեծացումը վկայում են այն մասին, որ նրանք սաղմի հասակին զուգընթաց, էներգետիկ տեսակետից ավելի ակտիվ են դառնում։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Браше Ж.* Биохимическая цитология. М., 1960.
2. *Бунятян Г. Х., Симонян А. А., Степанян Р. А., Бадалян Р. Б.* Вопросы биохимии мозга. 6, 251, Ереван, 1971.
3. *Глезер И. И.* Цитология, 6, 3, 305, 1964.
4. *Грин Д.* Структура и функция субклеточных частиц. V МБК, 3—4, М., 1961.
5. *Саркисов С. А., Боголепов Н. Н.* Электронная микроскопия мозга. М., 1967.
6. *Симонян А. А.* Некоторые стороны энергетического обмена в онтогенезе кур. Ереван, 1970.
7. *Симонян А. А.* Вопросы биохимии мозга. 7, 153, Ереван, 1971.
8. *Симонян А. А., Мовсесян С. Г.* Цитохромоксидаза и сукцинатдегидрогеназа в мозгу и печени кур в онтогенезе. ДАН АрмССР (в печати).
9. *De Lorenzo, Darin A. J.* Nature, 152, 3718, 76, 1966.
10. *Dessouky D. A., Richard G. H.* Amer. J. Anat., 116, 3, 523, 1965.
11. *Fischman Donald A.* J. Cell. Biol., 32, 3, 557, 1967.
12. *Gray E.* J. anat., 93, 420, 1959.
13. *Gray E.* In: Electron microscopy in anatomy. London, 54, 1961.
14. *Green D. E., Perdue J. F.* Ann. N. Y. Acad. Sci., 137, 2, 667, 1966.
15. *Hamori J., Hufiek B.* Acta Biol. (Acad. Sci. Hung.), 15, 2, 213, 1964.
16. *Karer H. E.* J. Ultrastruct. Res., 4, 2, 149, 1960.
17. *Luse S.* J. biophys. biochem. cytol., 2, 531, 1956.
18. *Machino M.* Nature, 210, 5038, 853, 1966.
19. *Pannese E.* J. Ultrastruct. Res., 15, 1—2, 57, 1966.
20. *Pappas G., Purpura D.* Exper. neurol., 6, 507, 1961.
21. *Pasquali-Ronchetti J., Greenawalt J. W., Carafoli E.* J. Cell Biol., 40, 2, 565, 1969.
22. *Reynolds S.* J. Cell Biol., 17, 1, 208, 1963.
23. *Rhodin J.* Amer. J. med., 24, 661, 1958.
24. *Sjöstrand F.* In: Fine structure of cells. Leiden, 16—200, 1955.
25. *Venable J. H., Coggeshall R.* J. Cell Biol., 25, 2, 407, 1965.
26. *Weinbach E., Brand T.* Biochim. biophys. acta., 148, 1, 256, 1967.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 577.15.591.8

Ж. Г. САРУХАНЯН, Л. А. ПЕТРОСЯН, Р. С. БАБЛОЯН, М. А. ДАВТЯН

СУБКЛЕТОЧНАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ АРГИНАЗЫ И γ-ГУАНИДИНОБУТИРАТ-УРЕОГИДРОЛАЗЫ В ТКАНЯХ КРЫС И КУР

В работе изучалась субклеточная локализация аргиназы и γ-гуанидинобутират-уреогидролазы в тканях крыс и кур. В данных указывается, что аргиназа из печени кур и мозговая аргиназа крыс локализованы в ядерной фракции. В почках крыс и кур, а также в мозгу кур она имеет ядерно-митохондриальную локализацию.

Полученные данные позволяют заключить, что аргиназа в тканях кур и крыс (кроме печеночной аргиназы крыс) имеет в основном ядерно-митохондриальную локализацию и не связана с механизмом обезвреживания аммиака.

Вопросам внутриклеточной локализации аргиназы посвящено довольно много работ. Установлено, что уреотелическая аргиназа в основном локализована во фракции цитоплазмы [3, 15]. Исследования последних лет показали, что аргиназа печени крыс преимущественно локализована в микросомальной фракции [11]. Данные же относительно субклеточной локализации неуреотелической аргиназы, широко представленной в природе и имеющей, вероятно, общебиологическое значение [1], отсутствуют.

В предыдущей нашей публикации было доказано, что в мозговой ткани крыс аргиназа локализована в основном в ядерной фракции [2]. Представляет определенный интерес изучение внутриклеточной локализации γ-гуанидинобутират-уреогидролазной активности в печени кур. Этот фермент, обнаруженный в печени и в почках ряда урикотелических животных—кур, змей, ящериц [12], в печени акуловых рыб [5—7], в гепатопанкреасе виноградной улитки [13], в некоторых органах кролика [4, 14], у некоторых млекопитающих [12], бактерий [17, 18], мало изучен. Хотя наличие указанной активности полностью доказано, тем не менее существование индивидуального фермента нельзя считать установленным, так как при немногочисленных попытках выделения и очистки фермента γ-гуанидинобутират-уреогидролазы было установлено, что полученные препараты обладают и некоторой аргиназной активностью. Это обстоятельство не исключает возможности существования изофермента аргиназы, обладающего γ-гуанидинобутират-уреогидролазной активностью. Параллельное определение субклеточной локализации аргиназы и γ-гуанидинобутират-уреогидролазной активности в печени кур могло бы внести некоторую ясность. С этой точки зрения нами было обращено внимание на данные Порембской и сотр. относительно того, что в гепатопанкреасе виноградной улитки γ-гуанидинобути-

рат-уреогидролазная активность сосредоточена в митохондриях, в которых имеется и 30% обнаруженной аргиназной активности.

В данной работе нами изучалась субклеточная локализация аргиназы в различных тканях крыс и кур, а также γ-гуанидинобутират-уреогидролазы в печени кур.

Методика. Опыты проводились на белых крысах (весом 120—160 г) и курах породы Леггорн (7—9-месячные). Субклеточные элементы печени и почек были получены методом Шнейдера и Хогебума [16]. При этом была выделена не отдельная микросомальная фракция, а объединенная фракция микросом и гиалоплазмы. Фракционирование гомогенатов головного мозга проводилось по методу Броди и Бейн [8]. Аргиназная и γ-гуанидинобутират-уреогидролазная активности определялись в гомогенатах и в субклеточных фракциях путем инкубирования при 37°С 60 мин (глициновый буфер 0,04 М, pH-9,5), в присутствии L-аргинина или γ-гуанидинобутирата (50 мкмоль).

В первой серии опытов исследовалась субклеточная локализация аргиназы в органах крыс.

Таблица 1

Локализация аргиназной активности в субклеточных частицах гомогената головного мозга крыс (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Микросомы	Гиалоплазма
1	8,84	4,66	0,64	0,42	0	0,86
2	10,44	4,92	0,42	0,42	0	1,18
3	9,64	4,60	0,64	0,32	0	1,28
4	10,71	6,21	0,53	0,48	0	1,01
5	9,60	4,28	0,58	0,69	0	1,71
6	9,07	6,30	0,59	0,21	0	0,69
7	9,10	4,92	0,77	0,37	0	0,70
8	9,06	6,18	0,53	0,48	0	0,99
9	10,17	4,89	0,48	0,42	0	1,23
M±m	9,60±0,22	5,21±0,26	0,57±0,034	0,42±0,0043	0	1,07±0,11

Из табл. 1 видно, что в отдельных структурных элементах нам удалось суммарно обнаружить около 76% исходной активности гомогената, что связано, по-видимому, с некоторой инактивацией фермента в процессе фракционирования. Приведенные в таблице данные ясно показывают, что основная активность аргиназы сосредоточена не во фракции гиалоплазмы, а в ядерной фракции.

Активность фермента во фракции ядер составляет 72% общей обнаруженной активности, а во фракции гиалоплазмы—только 15%. В митохондриальной фракции и промывной жидкости, содержащих в основном тяжелые митохондрии, локализовано соответственно 5,7 и 7,8% активности фермента, в микросомальной фракции его активность отсутствует. Полученные данные позволяют заключить, что мозговая аргиназа, в отличие от печеночного фермента, является не цитоплазматическим, а преимущественно ядерным ферментом.

В почках крыс аргиназная активность, как это наглядно показано в табл. 2, в основном локализована во фракции митохондрий (33,1%) и ядер (32,6%), а в гиалоплазме обнаруживается всего 21,1% ее. Итак, и в клетках почек крыс аргиназа не является цитоплазматическим ферментом.

Таблица 2

Локализация аргиназной активности в субклеточных частицах гомогената почек крыс (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Гиалоплазма
1	157	58,6	12,8	53,8	32,4
2	170	56,4	15,6	49,6	30,0
3	184	50,4	25,6	54,4	30,1
4	148	61,0	22,0	58,8	28,0
5	184	55,6	21,6	43,2	25,0
6	184	52,8	16,8	42,4	25.8
7	234	46,0	20,4	60,0	42,8
8	188	52,1	23,6	50,4	34,8
9	216	34,8	24,8	49,2	40,1
10	216	40,4	22,4	54,2	38,4
M±m	186±9,6	50,8±2.61	20,6±1,31	51,6±1,85	32.8±1,93

Во второй серии опытов исследовалась субклеточная локализация аргиназы в органах кур.

Таблица 3

Локализация аргиназной активности в субклеточных частицах гомогената печени кур (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Гиалоплазма
1	4.3	4,7	0,48	1,05	0,75
2	3,2	2,7	0,40	1,12	0,85
3	5,64	5,3	0,69	1,30	0,70
4	4,3	3,6	0,40	0,78	0,90
5	4,6	4,8	0,50	0,65	0,73
6	6,0	4,9	0,68	1,20	0,70
7	3,3	3,9	0,58	1,10	0,77
8	4,9	3,7	0,46	0,70	0,71
M±m	4,53±0.35	4,2±0,30	0,52±0,04	0,98±0,08	0,76±0,03

Данные табл. 3 убеждают, что в печени кур, как в мозгу крыс, аргиназная активность локализована в ядерной фракции — 65% ее. Во фракциях митохондрий и промывной жидкости содержится 15,2 и 8% активности соответственно, а во фракции гиалоплазмы — всего 11,8%. Примечательно, что суммарная активность аргиназы всех фракций гомогената печени кур почти во всех опытах выше цельного гомогената. Это некоторое активирование аргиназы после дифференциального центрифугирования наводит на мысль о существовании ингибитора в одной из полученных фракций. В связи с этим следует отметить, что имеются ра-

боты, в которых показано ингибирование активности аргиназы экстрактами печени цыплят. Установлено, что при добавлении гомогената печени цыплят к равному объему гомогената печени крыс в последнем активность аргиназы понижается на 27%, а при добавлении L-цистеина (10 мкмоль/200 мг ткани), напротив, фермент активируется на 20% [10]. Дальнейшие исследования показали, что этот фактор ингибирования является термостабильным соединением, но идентифицировать его пока не удалось [9].

Таблица 4

Локализация аргиназной активности в субклеточных частицах гомогената мозга кур (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Гиалоплазма
1	11,7	1,5	2,3	5,4	1,8
2	12,2	1,4	2,8	4,9	2,0
3	16,2	2,2	1,1	5,0	1,4
4	11,8	0,9	1,2	5,3	1,5
5	16,3	0,8	2,6	7,4	1,6
6	15,3	2,1	1,0	5,4	2,1
7	13,8	0,8	2,4	7,4	0,9
8	15,7	0,85	1,3	4,9	1.2
M ± m	14,1±0,70	1,44±0,19	1,83±0,26	5,7±0,33	1,6±0,14

В мозговой ткани кур, как это наглядно видно из табл. 4, аргиназная активность локализована преимущественно во фракциях митохондрий и промывной жидкости (53,9 и 17,3% соответственно), во фракциях гиалоплазмы и ядер она распределена равномерно (15,1 и 13,6% соответственно) и значительно уступает таковой в митохондриальной фракции.

В почечной ткани кур (табл. 5) аргиназная активность в основном локализована во фракции ядер (42,8%) и митохондрий (46,2%), лишь 7,8% ее обнаружено в промывной жидкости и 3,1% в гиалоплазме.

Таблица 5

Локализация аргиназной активности в субклеточных частицах гомогената почек кур (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Гиалоплазма
1	1665	870	111	890	70,0
2	960	895	117	955	80,0
3	1035	320	156	425	20,6
4	1725	655	100	785	32,5
5	1215	675	85	760	45,0
6	1635	315	156	420	27,5
7	1335	615	92	570	45,0
8	1695	625	95	555	47,5
M±m	1408±111	621±76	114±10	670±64	45,9±7,1

Таким образом, почечные ткани крыс и кур принципиально не отличаются по внутриклеточной локализации аргиназной активности.

В следующей серии опытов исследовалась субклеточная локализация γ-гуанидинобутират-уреогидролазы в печени кур.

Таблица 6

Локализация γ-гуанидинобутират-уреогидролазной активности в субклеточных частицах гомогената печени кур (прирост мочевины в мкмоль/г свежей ткани)

Номера опытов	Гомогенат	Ядра	Промывная жидкость	Митохондрии	Гиалоплазма
1	196	156	3,9	9,1	7,5
2	206	158	3,9	8,8	8,0
3	176	152	8,6	7,7	7,8
4	200	150	8,0	8,0	7,8
5	174	130	8,4	9,0	4,0
6	178	148	8,4	9,2	4,2
7	184	152	7,7	11,8	6,8
8	152	146	8,0	11,0	7,0
9	144	110	8,1	8,0	6,6
10	154	110	8,3	7,8	6,8
11	128	110	11,8	9,1	11,6
12	132	104	11,7	10,0	11,4
M±m	156,66±8,3	135,5±6,2	8,0±0,72	9,18±0,3	7,46±0,7

Как показывают данные табл. 6, субклеточная локализация этого фермента почти совпадает с локализацией аргиназы: основная часть, 80%, обнаруживается во фракции ядер, а во фракциях митохондрий и промывной жидкости всего 5,9 и 5,7% соответственно. Интересно, что подобно аргиназной, суммарная активность γ-гуанидинобутират-уреогидролазы всех фракций выше цельного гомогената. По-видимому, высказанное выше предположение о существовании ингибитора аргиназы в разной мере относится и к γ-гуанидинобутират-уреогидролазе. Подобное совпадение внутриклеточной локализации и некоторое активирование после дифференциального центрифугирования обоих ферментов углубляет наше сомнение относительно существования изофермента аргиназы, обладающего также и γ-гуанидинобутират-уреогидролазной активностью.

Для окончательного вывода необходимы дальнейшие исследования, в частности очистка и изучение некоторых физико-химических параметров этого фермента.

Совокупность наших данных позволяет прийти к заключению, что, вопреки укоренившемуся взгляду в отношении аргиназы как цитоплазматического фермента, аргиназа в большинстве тканей крыс и кур, кроме печени крыс, в действительности не обладает цитоплазматической локализацией: она является скорее митохондриальным и ядерным ферментом. Цитоплазматической является лишь аргиназа печени крыс, где находятся все ферменты орнитинового цикла. Можно утверждать, что обнаруженная активность в митохондриях и ядрах не связана с механизмами обезвреживания аммиака, так как она не сочетается с другими ферментами орнитинового цикла. Этот вывод полностью согласуется с выдвинутым Г. Х. Буниятяном и М. А. Дазтяном положением о существо-

вании в природе двух форм аргиназ: уреотелической, встречающейся в печени уреотелических животных и являющейся цитоплазматическим ферментом, и неуреотелической, присутствующей почти во всех тканях животных и не связанной с механизмами нейтрализации аммиака.

Институт биохимии
АН АрмССР

Поступило 10.I 1973 г.

Ժ. Գ. ՍԱՐՈՒԽԱՆՅԱՆ, Լ. Ա. ՊԵՏՐՈՍՅԱՆ, Ռ. Ս. ԲԱԲԼՈՅԱՆ, Մ. Ա. ԴԱՎԹՅԱՆ

ԱՐԳԻՆԱԶԱՅԻ ԵՎ γ-ԳՈՒԱՆԻԴԻՆՈԲՈՒՏԻՐԱՏ-ՈՒՐԵՈՀԻԴՐՈԼԱԶԱՅԻՆ ՆԵՐԲՋՋԱՅԻՆ ԼՈԿԱԼԻԶԱՑԻԱՆ ՍՊԻՏԱԿ ԱՌՆԵՏՆԵՐԻ ԵՎ ՀԱՎԵՐԻ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔՆԵՐՈՒՄ

Ամփոփում

Ուսումնասիրվել է սպիտակ առնետների և հավերի հյուսվածքներում արգինազային և γ-գուանիդինոբուտիրատ-ուրեոհիդրոլազային ակտիվությունների ներբջջային լոկալիզացիան։

Տվյալները ցույց են տալիս, որ արգինազային ակտիվությունը հավերի լյարդում, ինչպես և առնետների ուղեղում, լոկալիզացված է կորիզային ֆրակցիայում։ Հավերի և առնետների երիկամնային հյուսվածքները, ինչպես նաև հավերի ուղեղային հյուսվածքը, ունեն արգինազային կորիզա-միտոքոնդրիալ տեղաբաշխում։ Հավերի լյարդի γ-գուանիդինոբուտիրատ-ուրեոհիդրոլազան, ինչպես նաև արգինազան ունեն հիմնականում կորիզային լոկալիզացիա։

Ստացված տվյալներից կարելի է եզրակացնել, որ արգինազան հավերի և առնետների հյուսվածքներում (բացի առնետների լյարդից, որն ունի ցիտոպլազմատիկ լոկալիզացիա) հիմնականում ունի կորիզա-միտոքոնդրիալ լոկալիզացիա և կապ չունի ամիակի չեզոքացման մեխանիզմի հետ (օրնիտինային ցիկլի բացակայության պատճառով)։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бунятян Г. Х., Давтян М. А.* II Всесоюзн. биохим. съезд, Ташкент, 1969.
2. *Давтян М. А., Петросян Л. А.* Биологический журнал Армении, XXIII, 5, 1970
3. *Ковальский В. М.* ДАН СССР, 182 (6), 1968.
4. *Akamatsu a. Kobayashi.* J. Biochem. (Japan), 38, 1951.
5. *Baret R., Morgue M.* el at. C. R. Soc. Biol., 158, 10, 1964.
6. *Baret R.* et al. C, R. Soc. Biol., 159, 4. 1965.
7. *Baret R.* et al. C, R. Soc. Biol., 165, 10, 1966.
8. *Brodl J. M. a. Baln I. A.* J. Biol. Chem., 195, 1952.
9. *Della Pietra a. Jlliano.* Life Sci, 6, 1964.
10. *Jlliano* et al. Biochem. Appl., 13, 1967.
11. *Mora J.* et al. Biochem., J., 96, 1965.
12. *Mora J.* et al. Biochem., J, 96, 1965.
13. *Porembska Z.* et al. Acta Biochem. Pol., 15, 2, 1968.
14. *Sano M.* J. Biochem. (Japan), 33, 1941.
15. *Schimke R. T.* J. Biol. Chem., 237, 1962.
16. *Shneider N. O. a. Hogeboom G. H.* J. Biol. Chem., 204, 1953.
17. *Thoai N. V.* et al. Biochem. Bioph. Acta, 63, 1962.
18. *Thoai N. V.* et al. Biochem. Bioph. Acta, 115, 1966.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 631.847.2

В. А. АВЕТИСЯН, А. Д. НАЛБАНДЯН

ЛИОФИЛЬНАЯ СУШКА КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ ЛЮЦЕРНЫ И ЭСПАРЦЕТА

Разработан эффективный режим лиофилизации активных штаммов клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета.

На основании проведенных исследований делается заключение о существующем штаммовом различии, о котором следует помнить при сушке. Клубеньковые бактерии люцерны по сравнению с клубеньковыми бактериями эспарцета более жизнестойки Наилучшей защитной средой является смесь мелассы—20% + бентонит—30%.

Среди микроорганизмов-фиксаторов атмосферного азота особую роль играют микробы-симбионты и в первую очередь клубеньковые бактерии. Для устойчивого накопления азота и получения высоких урожаев необходима искусственная инокуляция бобовых растений активными расами клубеньковых бактерий.

В практике сельскохозяйственного производства широкое применение нашел препарат почвенный нитрагин, содержащий активные и вирулентные расы клубеньковых бактерий, но производство этого препарата имеет ряд существенных недостатков, ограничивающих его изготовление и применение.

Получение сухих культур клубеньковых бактерий открывает перспективы для выпуска в стране сухого нитрагина, который не имеет недостатков почвенного препарата.

Ряд авторов [1, 2, 4, 5] показал возможность применения лиофильной сушки для хранения клубеньковых бактерий. Известно также, что при хранении высушенных культур клубеньковых бактерий в запаянных ампулах под вакуумом их вирулентность и активность не снижаются [7, 9, 11].

Для сохранения всех жизненно важных функций микроорганизмов при их замораживании, высушивании и хранении, наряду с правильным определением режима высушивания, температуры, остаточной влажности, большое значение имеет также подбор оптимальных защитных сред [6, 8, 10].

Цель настоящего исследования заключалась в разработке наиболее эффективного режима лиофилизации активных штаммов клубеньковых бактерий люцерны (штаммы №№ 21, 422) и эспарцета (штаммы №№ 51, 811).

Материал и методика. Культуры клубеньковых бактерий выращивались в колбах Эрленмейера (250 мл) на качалках (200—240 об/мин) при температуре 26—27°.

Для выращивания клубеньковых бактерий люцерны использовалась среда следующего состава (в %): меласса — 1, кукурузный экстракт—0,3, $(NH_4)_2SO_4$—0,05, K_2HPO_4—0,05, $MgSO_4$—0,02, NaCl—0,02 при pH—7—7,2. Через 24 часа в среду дополнительно вносились 1% мелассы и 0,3% кукурузного экстракта для получения высокого выхода биомассы.

Клубеньковые бактерии эспарцета выращивались на оптимальной среде следующего состава (в %): меласса — 2, кукурузный экстракт—0,6, $(NH_4)_2SO_4$—0,05, K_2HPO_4 — 0,05, $MgSO_4$—0,02 и NaCl—0,02, pH—7—7,2, без дополнительной подкормки. Биомассу отделяли центрифугированием при 10—12 тыс. об/мин в течение 15—20 мин.

В качестве защитных сред при лиофилизации клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета были взяты три среды (в %): меласса—20, смесь мелассы с бентонитом 20 и 30, бентонит—30 на 1 объем биомассы (бентонит из Саригюхского месторождения, Иджеванский р-он АрмССР). Биомасса с защитными средами тщательно перемешивалась и помещалась в стерильные пробирки (15×1,5 см). Высота слоя около 1 см. Паста (клубеньковые бактерии в защитной среде) замораживалась в смеси сухого льда с изопропиловым спиртом при температуре—70—80° в течение 60—90 мин и затем выдерживалась в сосудах Дюара на льду при температуре —50—60° (20—24 часа). При этом способе замораживания гибель клеток клубеньковых бактерий незначительна.

Сушка проводилась на лиофильном аппарате. Остаточное давление в сублиматоре измерялось вакуумметром ВИТ—1а. Вакуум в камере создавался насосом ВН-2м, температура конденсатора измерялась лагометром ЛПр-53, а камеры (сублиматора)—спиртовым термометром.

До начала лиофилизации сублиматор охлаждался до —30° и затем высушиваемый материал переносился из дюаров в камеру. Температура в конденсаторе —60°. В процессе высушивания через каждый час при определенной температуре и вакууме [6] в образцах определялись титр клеток (методом разведения) и остаточная влажность по общепринятой методике [3].

Как видно из результатов исследования (табл. 1), процент гибели клеток клубеньковых бактерий эспарцета (штамм 51) за первые четыре часа сушки при температуре —28 — —6° во всех трех защитных средах незначителен. При этом эвакуация воды из препарата достаточно медленная. В момент перехода от минусовых температур к плюсовым (0°) клетки в защитных средах с мелассой гибнут в пять раз больше, а с бентонитом — приблизительно в четыре раза больше, чем в среде меласса+бентонит. Эвакуация воды почти одинакова во всех защитных средах.

В готовом препарате окончательный титр в защитной среде меласса+бентонит в шесть раз выше, чем в среде только с мелассой и в четыре раза — чем в среде с бентонитом.

Та же картина наблюдается в отношении штамма 811 (табл. 2). Однако, как показывают данные, по сравнению со штаммом 51 он слабо переносит лиофилизацию.

Гибель клеток клубеньковых бактерий люцерны, штамма 21, при минусовых температурах в защитных средах с мелассой, мелассой+бентонит и с бентонитом незначительна (табл. 3), эвакуация воды происходит без резких перепадов. При переходе от 0° к 4° в защитных средах только с мелассой и бентонитом происходит резкое снижение титра соответственно в два и двадцать раз.

В среде меласса+бентонит титр падает медленно, хотя эвакуация воды происходит почти одинаково во всех трех средах.

Таблица 1

Изменение титра клеток и остаточной влаги в процессе сушки у штамма эспарцета № 51 (первоначальная температура сублиматора — 30°С)

Время, час	Температурный режим сушки, °С	Титр клеток клубеньковых бактерий, млрд/г	Остаточная влажность, %	Давление остаточных газов, мм рт. ст.
Защитная среда—меласса—20%				
1	—28	310,0	62,8	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	300,0	58,8	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	262,0	55,4	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	248,0	39,0	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	24,0	5,8	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	14,0	4,4	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	14,0	3,4	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	10,0	2,7	$1 \cdot 10^{-2}$
Защитная среда—меласса—20% +бентонит—30%				
1	—28	324,0	49,9	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	314,0	49,0	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	256,0	48,9	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	256,0	20,3	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	134,0	3,0	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	100,0	2,3	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	60,0	1,3	$1 \cdot 10^{-2}$
Защитная среда—бентонит—30%				
1	—28	314,0	56,9	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	312,0	55,4	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	292,0	55,4	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	286,0	18,0	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	40,0	7,3	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	24,0	1,8	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	14,0	0,5	$1 \cdot 10^{-2}$

Таблица 2

Изменение титра клеток и остаточной влаги в процессе сушки у штамма эспарцета № 811 (первоначальная температура сублиматора — 30°С)

Время, час	Температурный режим сушки, °С	Титр клеток клубеньковых бактерий, млрд/г	Остаточная влажность, %	Давление остаточных газов, мм рт. ст.
1	2	3	4	5
Защитная среда—меласса—20%				
1	—28	460,0	72,9	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	400,0	57,5	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	380,0	37,9	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	114,0	32,4	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	44,0	5,1	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	22,0	3,9	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	10,0	2,3	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	8,0	1,5	$1 \cdot 10^{-2}$

1	2	3	4	5
	Защитная среда—меласса—20% + бентонит—30%			
1	—28	472,0	53,2	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	400,0	44,2	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	340,0	28,4	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	100,0	14,3	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	68,0	3,5	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	60,0	2,4	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	20,0	1,4	$1 \cdot 10^{-2}$
	Защитная среда—бентонит—30%			
1	—28	462,0	57,5	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	400,0	49,1	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	390,0	19,0	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	80,0	12,2	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	50,0	5,2	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	40,0	2,1	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	0	0,5	$1 \cdot 10^{-2}$

Таблица 3

Изменение титра клеток и остаточной влаги в процессе сушки у штамма люцерны № 21 (первоначальная температура сублиматора — 30°С)

Время, час	Температурный режим сушки, °С	Титр клеток клубеньковых бактерий, млрд/г	Остаточная влажность, %	Давление остаточных газов, мм рт. ст.
	Защитная среда—меласса—20%			
1	—28	382,0	61,6	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	370,0	60,0	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	362,0	44,2	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	352,0	23,7	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	292,0	20,9	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	126,0	5,3	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	104,0	4,4	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	80,0	2,2	$1 \cdot 10^{-2}$
	Защитная среда—меласса—20% + бентонит—30%			
1	— 28	384,0	49,0	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	380,0	44,3	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	378,0	35,2	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	324,0	29,4	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	244,0	5,5	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	190,0	5,3	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	180,0	4,2	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	150,0	1,7	$1 \cdot 10^{-2}$
	Защитная среда—бентонит—30%			
1	—28	390,0	55,9	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	386,0	53,2	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	384,0	43,8	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	372,0	27,2	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	264,0	11,6	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	40,0	6,1	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	2,0	4,7	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	800,0 млн	0,6	$1 \cdot 10^{-2}$

Таблица 4

Изменение титра клеток и остаточной влажности в процессе сушки у штамма люцерны № 422 (первоначальная температура сублиматора—30°С)

Время, час	Температурный режим сушки, °С	Титр клеток клубеньковых бактерий, млрд/г	Остаточная влажность, %	Давление остаточных газов, мм рт. ст.
Защитная среда—меласса—20%				
1	—28	98,0	65,6	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	80,0	61,5	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	64,0	56,4	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	62,8	10,8	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	29,8	4,6	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	20,0	4,6	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	18,0	3,9	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	4,0	1,7	$1 \cdot 10^{-2}$
Защитная среда—меласса—20% + бентонит—30%				
1	—28	68,0	53,0	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	66,4	49,9	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	62,0	43,0	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	59,2	20,6	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	32,8	10,2	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	24,0	3,9	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	22,0	2,4	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	20,0	1,3	$1 \cdot 10^{-2}$
Защитная среда—бентонит—30%				
1	—28	98,0	51,6	$8 \cdot 10^{-2}$
2	—26	77,4	47,6	$5 \cdot 10^{-2}$
3	—12	73,6	32,6	$2 \cdot 10^{-2}$
4	— 6	62,8	11,6	$2 \cdot 10^{-2}$
5	0	2,4	4,2	$2 \cdot 10^{-2}$
6	+ 4	1,2	3,4	$2 \cdot 10^{-2}$
7	+ 8	1,0	2,1	$1 \cdot 10^{-2}$
8	+12	600,0 млн	0,5	$1 \cdot 10^{-2}$

Сушка штамма 422 (табл. 4) происходит так же, как и у штамма 21, за исключением случая со средой мелассы, когда падение титра наступает при повышении температуры с —6° до 0.

Из результатов исследований можно заключить, что существует штаммовое различие, и при сушке клубеньковых бактерий необходимо это иметь в виду.

Клубеньковые бактерии люцерны по сравнению с клубеньковыми бактериями эспарцета более жизнестойки, они лучше переносят лиофилизацию. Для сушки клубеньковых бактерий эспарцета и люцерны наилучшей защитной средой является смесь 20% мелассы и 30% бентонита. Это дает нам основание предложить бентонит в качестве одного из компонентов защитной среды.

Институт микробиологии
АН АрмССР

Поступило 25.V 1972 г.

Վ. Ա. ԱՎԵՏԻՍՅԱՆ, Ա. Դ. ՆԱԼԲԱՆԴՅԱՆ

ԿՈՐՆԳԱՆԻ ԵՎ ԱՈՒՏՈՒՅՏԻ ՊԱԼԱՐԱԲԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ ԼԻՈՖԻԼ ՉՈՐԱՑՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ կորնգանի և աուխույտի պալարաբակտերիաներ աճեցման համար լավագույն սննդամիջավայրը հանքային աղերի, շաքարատականքի և եղիպտացորենի քաշվածքի հեղուկ միջավայրն է։

Պալարաբակտերիանների լիոֆիլ չորացման համար, որպես պաշտպանիչ միջավայր նպատակահարմար է օգտագործել մելասայի (20%) և բենտոնիտի (30%) խառնուրդը։

Ինչպես ցույց են տվել ուսումնասիրությունները աուխույտի պալարաբակտերիաները ավելի դիմակայուն են լիոֆիլ չորացմանը, քան կորնգանի պալարաբակտերիանները։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бородулина Ю. С.* Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, 11, 1961.
2. *Бородулина Ю. С.* и др. Биологический азот и его роль в земледелии. М., 1967.
3. *Долинов К. Е.* Основы технологии сухих препаратов. М., 1969.
4. *Израильский В. П., Бородулина Ю. С.* Тр. совещания по вопросам бактериальных удобрений. Киев, 1956.
5. *Комерова Э. П.* ДАН БССР, 11, 1021—1023, 1967.
6. *Налбандян А. Д., Аветисян В. А.* Биологический журнал Армении, 25, 3, 1972.
7. *Панова С. П.* Тр. ВНИИ с/х микробиологии, 15, 1958.
8. *Юсупов К. А., Серебряков В. А.* и др. Научные основы производства вакцин и сывороток. 79, М., 1965.
9. *Appleman M. D., Sears O. N.* J. Bact., 52, 209, 1946.
10. *Fry R. M., Greaves R. J. N.* J. Hyg. Camb., 49, 220, 1951.
11. *Radulović Draginia, Krdžalić P., Krstić Vera.* „Vet. glas", 24, 6, 1970.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 575.21

Г. А. ПАНОСЯН, Е. Е. ТАМРАЗЯН

МОДИФИЦИРУЮЩАЯ И МУТАГЕННАЯ АКТИВНОСТЬ ЗЕЛЕНОГО ПРОЧНОГО, ИЗУЧЕННАЯ НА РАЗЛИЧНЫХ СОРТАХ КУКУРУЗЫ

Обработка воздушно-сухих семян разных сортов кукурузы (ВИР-44, Белоярое пшено, Стерлинг и Бразильская синяя) раствором зеленого прочного (0,0001—1,0) приводит к целому ряду изменений в M_1 и M_2.

Анализ полученных изменений (скорости роста, сроков бутонизации и цветения, высоты и диаметра стебля, морфологических особенностей початков и семян, пигментации листьев, строения мужских и женских цветков и т. д.) позволяет заключить, что зеленый прочный обладает как модифицирующей, так и мутагенной активностью.

Краситель зеленый прочный используется для специфического окрашивания гистонов в гистохимических исследованиях [2].

В условиях нейтрального и слабощелочного pH он образует комплекс с гистонами в водных растворах [1]. Поскольку гистоны входят в состав хроматина клеток и, как предполагается, принимают участие в регуляции генетической активности, целесообразно исследовать влияние зеленого прочного на различные функции клетки, непосредственно связанные с активностью генетического аппарата.

Можно полагать, что связывание зеленого прочного с гистонами нативного хроматина должно нарушить нормальное для данной клетки взаимоотношение между ДНК и гистонами, что в конечном счете может проявиться в изменении морфо-физиологических и генетических особенностей организма.

В настоящей работе приводятся данные по исследованию влияния зеленого прочного на рост и развитие различных сортов кукурузы и по определению мутагенной активности этого красителя.

Материал и методика. В опытах использовался препарат зеленого прочного английской фирмы «Михром», который давал комплексы с гистоном тимуса теленка в опытах in vitro [1]. Препараты, не образующие in vitro подобных комплексов, отбраковывались, так как они не обладали биологической активностью.

Исходным материалом служили четыре сорта кукурузы: Белоярое пшено, Стерлинг, Бразильская синяя и ВИР-44.

Воздушно-сухие семена обрабатывались в течение 24 час. при 20°С водными растворами зеленого прочного (pH около 6,0) в концентрациях—0,001, 0,01 и 1,0%, а для сорта ВИР-44 также 0,0001 и 0,1%. Контрольные семена замачивались в воде при тех же условиях. После обработки семена промывались проточной водопроводной водой и высевались в открытом грунте. Учитывалась высота растения в начале и в конце вегетации. Форма и величина листьев и растения, окраска листьев, размеры и количество

початков, форма и окраска семян, фенологические фазы развития—сроки появления всходов, бутонизации, цветения и созревания. Учитывались также все морфологические отклонения от исходных форм. Все промеры и учет измененных форм сортов Бразильская синяя, Стерлинг и Белоярое пшено произведились в M_1 поколении, а сорта ВИР-44—в M_1 и M_2.

Результаты и обсуждение. Данные по влиянию обработки семян зеленым прочным на рост и развитие различных сортов кукурузы в M_1 и M_2 приведены в табл. 1 и 2. Скорость роста растений, семена которых были обработаны зеленым прочным, различна у разных сортов кукурузы в начале и в конце вегетации: у сорта Белоярое пшено наблюдается замедление роста в начале вегетации, причем этот эффект тем более выражен, чем выше концентрация красителя; у сорта Стерлинг, а в еще большей степени у сорта ВИР-44, напротив,— ускорение роста в этот период; у сорта Бразильская синяя между опытными и контрольными растениями в этом отношении почти нет никакой разницы.

Некоторые различия отмечены в высоте растений в конце вегетации. У сорта Белоярое пшено высота растений опытной группы ниже контрольной во всех вариантах опыта. У сортов Стерлинг и ВИР-44 все опытные растения оказались намного выше, чем контрольные, причем обработка высокими концентрациями приводит к большей стимуляции роста (у сорта Стерлинг—на 15%, у сорта ВИР-44 — на 12% при концентрации зеленого прочного 1,0%). Высота растений сорта Бразильская синяя в конце вегетации при малых концентрациях красителя оказалась выше, а при более высоких — ниже контрольных.

Обработка семян зеленым прочным в различных концентрациях резко ускоряет фенологические фазы развития всех испытанных сортов кукурузы, а также приводит к увеличению диаметра стебля у сортов Стерлинг, Бразильская синяя и ВИР-44. У сорта Белоярое пшено имело место сокращение диаметра стебля. Количество листьев на растениях во всех случаях увеличивается.

Зеленый прочный лишь в одном случае не действует на количество початков на одном растении, а именно у сорта Бразильская синяя. Во всех остальных случаях наблюдалось увеличение количества початков, особенно у сорта ВИР-44—до 8 початков на одном растении при 1—3 в контроле. Подсчет зрелых и незрелых початков при этом показал, что увеличение числа их происходит в основном за счет незрелых, хотя общее количество зрелых также увеличивается. Эти данные указывают на то, что обработка семян зеленым прочным приводит к удлинению сроков морфогенетических процессов, в результате чего к концу вегетации вместе с уже созревшими початками имелось большое число незрелых початков, находящихся на разных стадиях морфогенеза, в то время как у контрольных растений уже заканчиваются все морфогенетические процессы и растения кончают свою вегетацию, оставляя зрелые початки со сформировавшимися семенами. Это говорит о нарушении регуляторных функций растительного организма при обработке семян зеленым прочным.

Таблица 1

Влияние зеленого прочного на рост и развитие в M_1 трех сортов кукурузы

Сорт	Вещество	Концентрация, %	Растения к 71 дню, %	Средняя высота растений, см		Диаметр стебля, см	Количество листьев	Количество початков		Початки				Вес 1000 зерен, г
				I измерение	II измерение			на 1 растение зрелых, шт.	не зрелых из всего количества, %	длина	диаметр	количество	вес, г	
Белоярое пшено	зеленый прочный	0,001	79	6,3±0,21	106,8±0,23	14,8	9,0	1—4	39	12,1	3,4	12—14	87	227
		0,01	80	5,1±0,19	122,8±0,21	13,3	9,9	1—3	43	14,0	3,1	8—12	70	243
		1,0	67	4,9±0,23	120,0±0,19	13,3	9,0	1—4	32	14,5	3,1	9—14	65	230
	контроль	H_2O	9	7,0±0,18	141,0±0,18	15,0	9,0	1—3	16	14,2	2,9	10—14	62	164
Стерлинг	зеленый прочный	0,001	100	4,8±0,20	180,6±0,21	20,0	12	1—3	36	19,0	4,6	12—20	172	278,0
		0,01	100	4,9±0,17	186,5±0,23	22,0	13	1—4	41	19,9	4,4	12—18	177	278,5
		1,0	75	4,6±0,19	197,0±0,19	23,0	12	1—4	38	22,3	4,6	12—18	183	300,0
	контроль	H_2O	71	4,6±0,20	171,0±0,16	21,0	11	1—3	11	19	4,1	12—16	152	244,0
Бразильская синяя	зеленый прочный	0,001	33	6,4±0,17	223,0±0,28	23,0	14,0	1—2	40,6	21,0	4,4	8—16	184,5	299,7
		0,01	39	6,3±0,15	186,0±0,19	24,5	13,0	1—2	30,0	19,0	4,2	8—14	141,2	307,5
		1,0	61	6,5±0,21	158,0±0,21	17,7	12,2	1—2	29,3	18,0	4,2	12—14	84	307,0
	контроль	H_2O	48	6,4±0,21	198,0±0,22	19,5	12,9	1—2	22,0	16,0	4,2	12—14	100	270,5

Таблица 2

Влияние зеленого прочного на рост и развитие в M_1 и M_2 ВИР—44

Поколение	Вариант опыта	Количество зацвет. раст., %		Средняя высота растений, см			Диаметр стебля, см	Количество листьев на одном растении	Количество початков		Початок				Вес 1000 зерен, г
		к 69 дню	к 78 дню	при I-ом измерении	при II-ом измерении	при III-ем измерении			на 1 раст., шт.	не зрелых из всего количества, %	длина, см	диаметр, см	количество рядов	вес, г	
M_1	0,0001	68	100	6,0±0,21	145±0,28	150±0,19	3,2	10,9	1—4	35	16,5	4,3	10—20	176	260
	0,001	62	100	6,4±0,19	153±0,17	157±0,23	3,2	11,1	1—4	32	16,6	4,3	12—20	167	274
	0,01	64	100	6,7±0,2	152±0,19	157±0,21	3,2	11,7	1—7	41	17,2	4,2	12—22	174	294
	0,1	40	97	6,3±0,24	152±0,24	158±0,17	3,2	12,4	1—5	41	17,0	4,3	12—22	169	296
	1,0	72	95	5,7±0,25	156±0,21	162±0,18	3,2	13,2	1—8	31	17,0	4,0	8—18	156	256
	Контроль	56	95	5,6±0,18	142±0,17	147±0,18	2,9	11,5	1—3	14	17,2	4,1	12—20	151	240
M_2	0,0001	—	—	6,7±0,16	—	253±0,19	2,2	14,7	1—3	13	15,5	4,0	12—16	118	286,4
	0,001	—	34	6,7±0,18	—	210±0,15	2,2	14,8	1—4	30	17,0	4,5	12—20	144	288,5
	0,01	—	42	6,3±0,21	—	202±0,17	2,0	13,5	1—6	28	14,7	4,9	16—22	140	283,0
	0,1	—	—	7,1±0,19	—	208±0,23	1,9	13,4	1—5	16	12,4	4,5	16—18	108	288,0
	1,0	—	—	6,3±0,21	—	214±0,21	1,1	13,1	1—6	25	13,8	4,4	14—18	123	295,5
	Контроль	—	—	6,8±0,16	—	197±0,16	1,8	13,3	1—2	11	14,0	4,0	16	72	254,0

Действие зеленого прочного отражается также на морфологических особенностях самих початков. Длина их сильно увеличивается у сорта Бразильская синяя, причем чем ниже концентрация красителя, тем больше длина (увеличение на 31,19 и 12,5% при концентрации 0,001, 0,01 и 1,0% соответственно). У сорта Стерлинг этот эффект выражен слабее, а у сортов Белоярое пшено и ВИР-44, наоборот, наблюдается укорочение початков. Однако при этом диаметр его увеличивается, вследствие чего вес также резко увеличивается. Увеличивается также вес зерен (1000 штук). Максимальное увеличение веса было у сорта Бразильская синяя на 13% и сорта Белоярое пшено на 48% при концентрации 0,01%, у сорта ВИР-44—на 24% при концентрации 0,1%, у сорта Стерлинг—на 23% при концентрации 1,0%.

При сравнении наблюдаемых изменений у сорта ВИР-44 в M_1 и M_2 (табл. 2) замечается удивительное совпадение направленности этих изменений: та же степень ускорения цветения, увеличение средней высоты растения в конце вегетации и диаметра стебля, количества листьев на одном растении, количества початков, в том числе незрелых и т. д. Из этого следует предположить, что зеленый прочный может вызвать не только различные модификационные изменения, но и мутационные.

Для проверки этого предположения был проведен тщательный анализ всех измененных форм как в M_1, так и в M_2. При этом основное внимание обращалось на такие изменения, которые в литературе известны как мутационные.

Результаты этого анализа приведены в табл. 3, 4.

В контрольной группе сорта Белоярое пшено из 42 растений только три оказались измененными, т. е. 7%. Одно растение было с сильным кущением, два—с антоциановой окраской листьев. При обработке семян 0,001% зеленым прочным из 42 растений измененными оказались уже 10, т. е. 24%. Из них — семь с обоеполыми соцветиями, шесть с антоциановой окраской листьев и два с белыми полосами на листьях. Два растения были изменены в двух признаках. В случае обработки 0,01% раствором красителя из 40 растений измененными были 14, т. е. 35%, из коих одно растение было с обоеполыми соцветиями, пять — с антоциановой окраской листьев, два—с желтой окраской листьев, а у семи растений имелись фасцинированные початки. Одно растение имело два измененных признака.

Особенно интересны данные, полученные на линии ВИР-44, так как мы имели возможность сравнить полученные изменения в M_1 и M_2. В контрольной группе из 41 растения ни одно не было изменено. При обработке семян 0,0001% зеленым прочным в M_1 из 44 растений семь оказались измененными, т. е. 16%, из коих одно имело обоеполое соцветие, четыре—желтые полосы на листьях, два—фасцинированные початки. В группе, обработанной 0,001% раствором, из 45 растений измененными были шесть, т. е. 13%. Высокие концентрации зеленого прочного приводили к появлению еще большего числа измененных растений: при

Таблица 3

Характеристика измененных форм (M_1) при обработке семян зеленым прочным

	Бразильская синяя				Стерлинг				Белоярое пшено			
	контроль	зеленый прочный, %			контроль	зеленый прочный, %			контроль	зеленый прочный, %		
		0,001	0,01	1,0		0,001	0,01	1,0		0,001	0,01	1.0
Количество растений	31	45	44	36	17	27	20	28	42	42	40	25
Стерильное растение	1	5	3	12	—	—	1	—	—	—	—	—
Сильное кущение растений	1	1	—	4	—	—	—	—	1	—	—	6
Соцветия с разнополыми цветками	—	4	7	6	1	2	2	—	—	7	1	2
из коих:								3				
а) зерно в метелке												
б) мужск. цветки в початке												
Зерно без эндосперма	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Антоциановая окраска листьев	1	4	2	—	2	1	3	3	2	3	5	1
Белые полосы на листьях	—	2	—	—	—	—	—	1	—	2	2	—
Фасциированные початки	—	—	—	—	2	—	—	3	—	—	7	3
Сочетание двух изменений	—	1	1	—	—	—	—	1	—	2	1	—
Процент измененных растений	10	38	28	61	29	18	30	32	7	24	35	44

Бразильская синяя: из 125 растений, обработанных разными концентрациями ЗП, измененными оказались 50, т. е. 48%.

Стерлинг: из 75 растений, обработанных разными концентрациями ЗП, измененными оказались 18, т. е. 24%.

Белоярое пшено: из 105 растений, обработанных разными концентрациями ЗП, измененными оказались 34, т. е. 32%.

Таблица 4

Характеристика измененных форм в M_1 и M_2 кукурузы сорта ВИР—44 при обработке семян зеленым прочным

	M_1						M_2					
	контроль	зеленый прочный, %					контроль	зеленый прочный, %				
		0,0001	0,001	0,01	0,1	1,0		0,0001	0,001	0,01	0,1	1,0
Количество растений	41	44	45	71	46	40	64	80	142	147	54	144
Стерильные растения	—	—	—	—	—	—	—	2	18	9	3	14
Сильное кущение растений	—	—	—	—	—	—	—	2	7	2	—	9
Обоеполые растения	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	1	2
из коих:												
а) зерно в метелке	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
б) цветки в початке	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Зерно без эндосперма	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Антоциановая окраска листьев	—	—	—	—	—	—	1	15	12	4	7	17
Желтые полосы на листьях	—	4	3	9	11	5	—	2	1	1	—	1
Белые полосы на листьях	—	—	—	1	—	2	—	2	9	3	5	16
Фасциированные початки	—	2	2	3	2	2	—	—	—	—	—	2
Сочетание двух изменений	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	3	9
Процент измененных растений	8	16	13	20	30	25	1,5	28	31	12	24	40

Из 105 растений в контроле было всего одно измененное (антоциановая окраска), тогда как из 567 растений M_2, обработанных различными концентрациями ЭП, измененными оказались 156 растений, т. е. 27,5%. В M_1 из 246 растений измененных было 50, т. е. 20%.

0,01%—20%, при 0,1%—30%, при 1,0%—25%. Необходимо отметить, что в M_1 основные изменения заключались в появлении ксантофильных мутаций и фасцинированных початков. Всего в M_1 у сорта ВИР-44 из 246 растений измененными оказались 50, т. е. 20%, в то время как в контрольной группе из 105 растений (за две вегетации) измененным было только одно растение.

Таким образом, обработка семян зеленым прочным в разных концентрациях приводит к увеличению измененных форм в M_1 всех четырех сортов кукурузы, различающихся целым рядом сортовых особенностей. Изученные сорта кукурузы в M_1 имеют разный характер измененных форм. Стерильные формы были только у сорта Бразильская синяя (3% в контроле, 16,5% при обработке зеленым прочным). У сорта Стерлинг только одно растение из 75 (1,3%) оказалось стерильным. Растения с сильным кущением имеются у сорта Бразильская синяя (4,0% при 3,0) в контроле и у сорта Белоярое пшено (5,7% при 2,4% в контроле). У сорта ВИР-44 и Стерлинг не наблюдается ни одного растения с сильным кущением ни в контроле (из 105 и 17 соответственно), ни при обработке зеленым прочным во всех использованных концентрациях (из 246 и 75 растений соответственно).

У всех четырех сортов кукурузы при обработке семян зеленым прочным в M_1 наблюдаются соцветия с разнополыми цветками. В контрольных вариантах лишь у одного из 17 растений сорта Стерлинг было замечено подобное явление. Однако эти сорта отличались по характеру изменений в соцветиях (табл. 5). Данные табл. 5 показывают, что у сорта ВИР-44 аномалии в соцветиях как мужских, так и женских появляются с одинаковой частотой, тогда как у сортов Бразильская синяя и Белоярое пшено в основном появляются изменения, выражающиеся в наличии мужских цветков в початке, а у сорта Стерлинг, наоборот, появляются только изменения типа «зерно в метелке».

Таблица 5

Характер изменений соцветий у разных сортов кукурузы при обработке семян зеленым прочным во всех использованных концентрациях, %

Соцветия с разнополыми цветками	ВИР—44	Бразильская синяя	Стерлинг	Белоярое пшено
Зерно в метелке	50	11,8	100	12,5
Мужской цветок в початке	50	88,2	0	87,5

Растения с зернами без эндосперма наблюдались только у сорта Бразильская синяя.

Антоциановая окраска листьев была отмечена у всех исследованных сортов, за исключением сорта ВИР-44, у которого в M_1 не было ни одного растения с подобной окраской (из 246 растений), но в M_2 они были обнаружены в большом количестве (9,7%). У сорта Бразильская синяя подобных растений оказалось 4,8%, Стерлинг—9,3% и Белоярое пше-

но—8,6%. Интересно, что желтая окраска листьев в M_1 наблюдалась только у ВИР-44 (9,3%) при полном отсутствии у других сортов кукурузы. Белые полосы на листьях имели все сорта.

В M_1 фасцинированных початков не обнаружилось только у сорта Бразильская синяя, у остальных они были, но в разных количествах: у сорта Стерлинг—4,0%, у сорта Белоярое пшено—9,5% и у сорта ВИР-44—4,5%.

Таким образом, приведенный сравнительный анализ действия обработки воздушно-сухих семян зеленым прочным различных сортов кукурузы позволяет заключить, что выявленное при этом различие в изменчивости зависит не от анатомо-физиологических особенностей этих сортов (толщина кожицы семян, проницаемость к зеленому прочному, метаболизм красителя и т. д.), а от генетических особенностей этих сортов, по-разному реагирующих на действие зеленого прочного. Это видно из того, что один сорт дает по сравнению с другими максимальный выход одних измененных форм (стерильные растения у сорта Бразильская синяя, сильное кущение и фасцинирование початков у сорта Белоярое пшено, желтые полосы на листьях у ВИР-44 и т. д.) и минимальный выход других (стерильные растения у сортов ВИР-44 и Белоярое пшено, сильное кущение у сортов ВИР-44 и Стерлинг, фасцинирование початков у сорта Бразильская синяя и др.).

Чтобы судить о характере полученных при этом изменений, был проведен сравнительный анализ их в M_1 и M_2 сорта ВИР-44, хорошо известного своей стабильностью и широкой используемостью в генетических исследованиях (табл. 4).

В M_2 в контрольной группе из 64 растений только одно растение было изменено. Однако обработка семян зеленым прочным привела к резкому увеличению количества измененных форм. Из 567 растений в M_2 измененными оказались 156, т. е. 27,5%. Наибольшее количество измененных растений было в группе с 1,0% зеленым прочным. Как видно из таблицы, из 144 растений этой группы 40% оказались измененными. Наиболее часто наблюдались стерильные растения—растения с сильным кущением, с антоциановой окраской листьев и растения с белыми полосами на листьях. У девяти растений имелось по два измененных признака.

При сравнении изменений в M_1 и M_2 у сорта ВИР-44 выявилась интересная закономерность. В M_1 из 246 растений ни одно растение не было стерильным, с сильным кущением, с зерном без эндосперма, с антоциановой окраской листьев. Не было также сочетания двух измененных признаков на одном растении. Тогда как в M_2 поколении наблюдалась обратная картина. Если в M_1 желтые полосы на листьях имели 32 растения, т. е. 13%, то в M_2 только пять растений из 567 имели подобные листья, т. е. менее 1,0%. То же можно сказать о растениях с фасцинированными початками: в M_1—около 5%, в M_2—около 0,3%. В M_2 появились стерильные растения—8,1%, растения с сильным кущением—3,5%, растения с антоциановой окраской листьев—9,7% и т. д.

Эти данные указывают на то, что зеленый прочный влияет на генетический аппарат клетки, вызывая не только модификационную, но, очевидно, и мутационную изменчивость. Поскольку зеленый прочный связывается с основными белками ядер, то понятно, что в наблюдаемом процессе роль гистонов должна быть значительной, если не определяющей, особенно если учесть, что экзогенный гистон также обладает мутагенной активностью.

Ереванский государственный университет,
кафедра биофизики

Поступило 11.IV 1972 г.

Գ. Հ. ՓԱՆՈՍՅԱՆ, Ե. Ե. ԹԱՄՐԱԶՅԱՆ

ԿԱՆԱՉ ԱՄՈՒՐԻ ՄՈԴԻՖԻԿԱՑԻՈՆ ԵՎ ՄՈՒՏԱԳԵՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵԳԻՊՏԱՑՈՐԵՆԻ ՏԱՐԲԵՐ ՍՈՐՏԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Եգիպտացորենի տարբեր սորտաերի (Բելոյարոյի պշենո, Սաեուինգ և Բրադիլական կապույտ) օդային չոր սերմերի մշակումը կանաչ ամուրով (0,0001—1%) առաջացնում է մի շարք փոփոխություններ սերունդներում։

Ստացված փոփոխությունների (աճման արագության, կոկոնակալման և ծաղկման ժամանակի, ցողունի բարձրության և նրա տրամագծի, կողրերի և սերմերի մորֆոլոգիական առանձնահատկությունների, տերևների պիգմենտացիան, արական և իգական ծաղիկների կառուցվածքի և այլն) անալիզները թույլ են տալիս եզրակացնել, որ կանաչ ամուրը օժտված է մոդիֆիկացիոն և մուտագեն ակտիվությամբ։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Паносян Г. А., Назарян Э. М., Джавршян Д. М.* Биологический журнал Армении, 24, 7, 1971.
2. *Alfert M., Geschwind F. F., Selective A.* Proc. Natl Acad, Sci US 39, 981—999, 1953.
3. *Fahmy O. C., Fahmy M.* Nature, 196, 873, 1962.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 578.081.1

А. В. ПЕТРОСЯН, Ш. М. КОЧАРЯН, А. С. ЗУРАБЯН

УСЛОВИЕ ДОСТИЖЕНИЯ РАВНОВЕСИЯ В БОЛЬШОЙ ПАНМИКТИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В 1908 г. Гарди [5] опубликовал работу, в которой для идеальной (гардиевской) популяции установил условие равновесия в панмиктической популяции для случая одного диаллельного локуса. Холден [4] показал для случая двух диаллельных локусов, что при независимости комбинирования генов в гаметах популяция достигает равновесия. Применяя различные математические подходы, Гейрингер [2, 3] и Эландт-Джонсон [1] доказали достаточность этого условия для более общего случая, т. е. для произвольного числа локусов с произвольным числом аллелей в каждом. Однако во всех указанных выше работах не была доказана необходимость условия независимости комбинирования генов в гаметах или зиготах.

В настоящей работе нами, используя метод математической индукции, доказывается необходимость и достаточность этого условия для достижения равновесия в большой панмиктической популяции.

Модель гаметы и генотипа. Согласно (1), рассматривается диплоидная перекрестнооплодотворяющаяся популяция Г. Каждая особь популяции имеет n локусов, которые обозначаются:

$$\alpha_1, \alpha_2, \cdots, \alpha_n.$$

В h-том локусе (h=1,2...,n) может присутствовать либо аллель α_{ph}, либо — α_{qh}, т. е. рассматривается диаллельный случай. Тогда модель генетического строения гаметы можно представить в виде формального произведения:

$$\gamma_k = \prod_{h=1}^{n} \alpha_{ph}^{u_{ph}^k} \cdot \alpha_{qh}^{u_{qh}^k}, \qquad (1)$$

где u_{ph}^k и u_{qh}^k — числа, принимающие значения 0 или 1 и связанные условием:

$$u_{ph}^k + u_{qh}^k = 1 \qquad 1 \leqslant h \leqslant n. \qquad (1a)$$

Символом γ_k обозначается k-тая гамета. Очевидно, что число таких всевозможных типов гамет равно 2^n. А так как зигота образуется слиянием гамет, то модель генотипа можно представить в виде:

$$\Gamma_{i,\,j} = \gamma_i \cdot \gamma_j = \prod_{h=1}^{n} \alpha^{u^i_{ph}}_{ph} \cdot \alpha^{u^i_{qh}}_{qh} \cdot \prod_{h=1}^{n} \alpha^{u^j_{ph}}_{ph} \cdot \alpha^{u^j_{qh}}_{qh} =$$

$$= \prod_{h=1}^{n} \alpha^{u^i_{ph} + u^j_{ph}}_{ph} \cdot \alpha^{u^i_{qh} + u^j_{qh}}_{qh} = \prod_{h=1}^{n} \alpha^{w^{i,\,j}_{ph}}_{ph} \cdot \alpha^{w^{i,\,j}_{qh}}_{qh}, \qquad (2)$$

где числа $w^{i,\,j}_{ph}$ и $w^{i,\,j}_{qh}$ принимают значения 0,1 и 2. Число таких генотипов будет $2^n \times 2^n$. При этом $\Gamma_{i,\,j}$ совпадает с $\Gamma_{j,\,i}$. Кроме того, существуют такие k, m и k′, m′, что даже при $k \neq k'$ и $m \neq m'$ $\Gamma_{k,\,m}$ совпадает с $\Gamma_{k',\,m'}$. Учитывая это, наряду с моделью генотипа (2), введем в рассмотрение также и другую модель:

$$\Gamma_s = \prod_{h=1}^{n} \alpha^{w^s_{ph}}_{ph} \alpha^{w^s_{qh}}_{qh}, \qquad (3)$$

где числа w^s_{ph} и w^s_{qh} принимают значения 0,1 и 2 и связаны соотношением:

$$w^s_{ph} + w^s_{qh} = 2. \qquad (3a)$$

Число всевозможных генотипов будет 3^n, поскольку при фиксированном n возможны 3 различных исхода:

$$\alpha_{ph}\alpha_{ph};\ \alpha_{ph}\alpha_{qh} \text{ и } \alpha_{qh}\alpha_{qh}.$$

В дальнейшем мы будем оперировать в основном этой моделью (3).

Вероятности гамет и генотипов. Обозначим через g_k вероятность гаметы γ_k. Тогда

$$\sum_{k=1}^{n} g_k = 1.$$

Вероятность генотипа $\Gamma_{i,\,j}$ обозначим через $z_{i,\,j}$:

$$\sum_{i=1}^{2^n} \sum_{j=1}^{2^n} z_{i,\,j} = 1,$$

а вероятность генотипа Γ_s в случае модели (3) через z_s:

$$\sum_{s=1}^{3^n} z_s = 1.$$

Кроме того, обозначим через $c_k(s)$ условную вероятность продуцирования k-той гаметы s-тым генотипом. Тогда вероятность k-той гаметы в следующем поколении g^*_k будет:

$$g^*_k = \sum_{s=1}^{3^n} c_k(s)\, z_s. \qquad (4)$$

Постановка задачи и ограничения.

Определение. 1. Мы будем считать, что популяция Γ достигла равновесия, если выполняется условие $z^{(t)}_s = z^{(t+1)}_s$,

где $$s = 1, 2, \cdots, 3^n, \qquad (5)$$

а верхний индекс показывает номер поколения.

Нас интересует, при каких условиях популяция достигает равновесия.

Примем следующие ограничения: в популяции осуществляется панмиксия, поколения не перекрываются, в популяции отсутствуют давление миграции, мутации и отбора, признак не сцеплен с полом и вероятность рекомбинации для любой пары локусов равна 1/2. Популяцию, удовлетворяющую всем поставленным требованиям, обозначим через Г°. Для такой популяции можно легко показать, что равенство (5) эквивалентно следующему:

$$g_k^{(t)} = g_k^{(t+1)} \qquad k = 1, 2, \cdots, 2^n. \qquad (6)$$

Вероятности генов.

Определение 2. Под вероятностью гена α_{ph} (или его аллеля α_{qh}) в множестве гамет мы будем понимать вероятность события, заключающегося в том, что у случайно выбранной гаметы в h-том локусе будет ген α_{ph} (α_{qh}). Эту вероятность обозначим a'_{ph} (a'_{qh}). Тогда по определению 2 имеем:

$$a'_{ph} = \sum_{k=1}^{2^n} u_{ph}^k g_k.$$

$$a'_{qh} = \sum_{k=1}^{2^n} u_{qh}^k g_k. \qquad (7)$$

Определение 3. Под вероятностью гена α_{ph} (или его аллеля α_{qh}) в множестве зигот мы будем понимать вероятность события, заключающегося в том, что ген, случайно выбранный из двух генов h-того локуса случайно выбранной зиготы будет α_{ph} (α_{qh}). Эту вероятность обозначим a''_{ph} (или a''_{qh}). Тогда по определению 3

$$a''_{ph} = \frac{1}{2} \sum_{s=1}^{3^n} w_{ph}^s z_s$$

$$h = 1, 2, \cdots \text{ и} \qquad (8)$$

$$a''_{qh} = \frac{1}{2} \sum_{s=1}^{3^n} w_{qh}^s z_s.$$

Покажем эквивалентность определений 2 и 3:

$$\alpha''_{ph} = \frac{1}{2} \sum_{s=1}^{3^n} w_{ph}^s z_s = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{3^n} \sum_{j=1}^{2^n} w_{ph}^{i,j} z_{i,j} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{2^n} \sum_{j=1}^{2^n} (u_{ph}^i + u_{qh}^j) g_i g_j =$$

$$= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{2^n} g_i \left(u_{ph}^i \sum_{j=1}^{2^n} g_j + \sum_{j=1}^{2^n} g_j u_{ph}^j\right).$$

И теперь с учетом (7) получим:

$$a''_{ph} = \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{2^n} g_i\,(u^i_{ph} + a'_{ph}) = \frac{1}{2}\Big(\sum_{i=1}^{2^n} u^i_{ph}\,g_i + a'_{ph}\sum_{i=1}^{2^n} g_i\Big) =$$

$$= \frac{1}{2}(a'_{ph} + a'_{ph}) = a'_{ph}.$$

Таким образом, $a''_{ph} = a'_{ph} = a_{ph}$.

Аналогично доказывается: $a''_{qh} = a'_{qh} = a_{qh}$.

Очевидно, что $a_{ph} + a_{qh} = 1$.

Докажем лемму о вероятности генов, принимая во внимание, что вероятности генов для популяции Γ° одинаковы в последующих поколениях [1].

Лемма 1. Вероятность гена α_{ph} $(1 \leqslant h \leqslant n)$ относительно n и n—1 пары локусов одинакова.

Доказательство.

Если в гамете с n локусами рассматриваются n—1 локус, то такая гамета γ_k^{n-1} по формуле (1) будет иметь вид:

$$\gamma_k^{n-1} = \prod_{h=1}^{n-1} \alpha_{ph}^{u^k_{ph}}\,\alpha_{qh}^{u^k_{qh}} \qquad k = 1, 2, \cdots, 2^{n-1}.$$

Если теперь ввести в рассмотрение n-тый локус, то число типов гамет, естественно, удвоится:

$$\gamma_k^{n1} = \alpha_{ph}\,\gamma_k^{n-1},$$

$$\gamma_k^{n2} = \alpha_{qh}\,\gamma_k^{n-1}.$$

При этом вероятности гамет будут связаны соотношением:

$$P(\gamma_k^{n-1}) = P(\gamma_k^{n1}) + P(\gamma_k^{n2}). \qquad (9)$$

Вероятность гена α_{ph}, если исключить из рассмотрения n-тый локус, по формуле (7) будет:

$$a_{ph}^{n-1} = \sum_{k=1}^{2^{n-1}} u^k_{ph}\,P(\gamma_k^{n-1}), \qquad (10)$$

а вероятность гена α_{ph} с учетом n-того локуса по определению 2

$$a_{ph}^{n} = \sum_{k=1}^{2^{n-1}} u^k_{ph}\cdot P(\gamma_k^{n1}) + \sum_{k=1}^{2^{n-1}} u^k_{ph}\,P(\gamma_k^{n2}) = \sum_{k=1}^{2^{n-1}} u^k_{ph}\,[P(\gamma_k^{n1}) + P(\gamma_k^{n2})].$$

С учетом равенств (9) и (10) получим: $a_{ph}^{n} = a_{ph}^{n-1} = a_{ph}$. Аналогично доказывается лемма для a_{qh}.

Теорема о равновесии.

Предварительно докажем лемму 2.

Лемма 2. Если для популяции Γ° равновесие относительно n локусов наступило, то оно наступило и для меньшего числа локусов.

Доказательство:

Доказательство непосредственно вытекает из равенств (6) и (9).

Теорема о равновесии. Необходимым и достаточным условием для того, чтобы популяция Γ° достигла равновесия, является независимость комбинирования генов в гаметах.

Доказательство:

Докажем сначала достаточность условия. Из условия независимости комбинирования генов в гаметах следует:

$$g_k = \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^k} a_{qh}^{u_{qh}^k}, \qquad k = 1, 2, \cdots, 2^n, \tag{11}$$

а вероятность генотипа

$$z_s = 2^n \prod_{h-1}^{n} \frac{a_{ph}^{w_{ph}^s} a_{qh}^{w_{qh}^s}}{(w_{ph}^s)!\ (w_{qh}^s)!}, \quad s = 1, 2, \cdots, 3. \tag{12}$$

Вероятность $c_k(s)$ может быть выражена согласно (2) в виде

$$c_k(s) = \prod_{h=1}^{n} \frac{1}{2} \binom{w_{ph}^s}{u_{ph}^k} \binom{w_{qh}^s}{u_{qh}^k} = \frac{1}{2^n} \prod_{h-1}^{n} \frac{(w_{ph}^k)!}{(u_{ph}^k)!\ (w_{ph}^s - u_{ph}^k)!} \frac{(w_{qh}^s)!}{(u_{qh}^k)!\ (w_{qh}^s - u_{qh}^k)!} =$$

$$= \frac{1}{2^n} \prod_{h-1}^{n} \frac{(w_{ph}^s)!\ (w_{qh}^s)!}{(w_{ph}^s - u_{ph}^k)!\ (w_{qh}^s - u_{qh}^k)!}.$$

При этом $c_k(s)$ равняется 0, если

$$(w_{ph}^s - u_{qh}^k)!\ (w_{qh}^s - u_{qh}^k)! = 2. \tag{13}$$

Так как при выполнении (13) из равенства (1а) и (3а) вытекает, что либо $w_{ph}^s = 0$, а $u_{ph}^k = 1$, либо $w_{qh}^s = 0$, а $u_{qh}^k = 1$, в обоих случаях число сочетаний из 0 по 1 равно 0.

Таким образом, в зависимости от k и s

$$c_k(s) = \begin{cases} 0 \\ \dfrac{1}{2^n} \prod_{h=1}^{n} (w_{ph}^s)!\ (w_{qh}^s)! \end{cases} \tag{14}$$

Подставляя (12) и (14) в (4), получим:

$$g_k^\bullet = \sum_{c_k(s) \neq 0} \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{w_{ph}^s} a_{qh}^{w_{qh}^s}. \tag{15}$$

Среди членов произведения в выражении (15) у нас остались только те, которые несут в себе гамету $\prod_{h=1}^{n} \alpha_{ph}^{u_{ph}^k} \alpha_{qh}^{u_{qh}^k}$, поскольку для осталь-

ных $c_k(s) = 0$. Число оставшихся таких произведений равно числу всевозможных типов гамет, то есть 2^n. Следовательно:

$$g_k^* = \sum_{m=1}^{2^n} \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^m + u_{ph}^k} a_{qh}^{u_{qh}^m + u_{qh}^k} = \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^k} a_{qh}^{u_{qh}^k} \sum_{m=1}^{2^n} \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^m} a_{qh}^{u_{qh}^m} =$$

$$= \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^k} a_{qh}^{u_{qh}^k} \sum_{m=1}^{2^n} g_m = \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u_{ph}^k} a_{qh}^{u_{qh}^k} = g_k.$$

Таким образом, нами новым способом доказана достаточность условия независимости комбинирования генов в гаметах (зиготах) для достижения равновесия популяции Г°.

Докажем теперь необходимость условия методом математической индукции.

Базис индукции. Для числа локусов $n=2$ имеем 2 пары генов: α_{p1}; α_{q1} и α_{p2}; α_{q2}. Число всевозможных гамет равно 4: $\gamma_1 = \alpha_{p1}\alpha_{p2}$; $\gamma_2 = \alpha_{p1}\alpha_{q2}$; $\gamma_3 = \alpha_{q1}\alpha_{p2}$; $\gamma_4 = \alpha_{q1}\alpha_{q2}$.

Вероятность i-той гаметы $P(\gamma_i)$, как и раньше, будем обозначать g_i, причем $\sum_{i=1}^{4} g_i = 1$.

Число всевозможных генотипов равно 9:

$$\Gamma_1 = \alpha_{p1}\alpha_{p1}\alpha_{p2}\alpha_{p2} \qquad \Gamma_4 = \alpha_{p1}\alpha_{q1}\alpha_{p2}\alpha_{p2} \qquad \Gamma_7 = \alpha_{q1}\alpha_{q1}\alpha_{p2}\alpha_{p2}$$

$$\Gamma_2 = \alpha_{p1}\alpha_{p1}\alpha_{p2}\alpha_{q2} \qquad \Gamma_5 = \alpha_{p1}\alpha_{q1}\alpha_{p2}\alpha_{q2} \qquad \Gamma_8 = \alpha_{q1}\alpha_{q1}\alpha_{p2}\alpha_{q2}$$

$$\Gamma_3 = \alpha_{p1}\alpha_{p1}\alpha_{q2}\alpha_{q2} \qquad \Gamma_6 = \alpha_{p1}\alpha_{q1}\alpha_{q2}\alpha_{q2} \qquad \Gamma_9 = \alpha_{q1}\alpha_{q1}\alpha_{q2}\alpha_{q2}.$$

Вероятность генотипа Γ_s обозначим z_s $(s = 1 \div 9)$ и $\sum_{s=1}^{9} z_s = 1$.

По формуле (4), $g_1^* = \sum_{s=1}^{9} c_k(s)\, z_s = 1\, z_1 + 1/2\, z_2 + 1/2\, z_4 + 1/4\, z_5$.

С учетом панмиксии $g^* = g_1g_1 + g_1g_2 + g_1g_3 + \frac{1}{2}(g_1g_4 + g_2g_3)$.

Для выполнения условия равновесия для первого типа гамет необходимо выполнение равенства:

$$g_1g_4 = g_2g_3. \tag{16}$$

Применяя аналогичные рассуждения к g_2^*, g_3^* и g_4^*, всякий раз приходим к необходимости равенства (16). Поскольку считаем, что равновесие относительно каждого из этих двух локусов наступило, то, применяя леммы 2 и 1, получим:

$$g_1 = a_{p1} P(\alpha_{p2}/\alpha_{p1}); \quad g_2 = a_{p1} P(\alpha_{q2}/\alpha_{p1});$$

$$g_3 = a_{q1}(P\,\alpha_{p2}/\alpha_{q1}); \quad g_4 = a_{q1} P(\alpha_{q2}/\alpha_{q1}). \tag{17}$$

Подставляя (17) в (16) и используя условия

$$P(\alpha_{p2}/\alpha_{p1}) + P(\alpha_{q2}/\alpha_{q1}) = 1,$$

$$P(\alpha_{p2}/\alpha_{q1}) + P(\alpha_{q2}/\alpha_{q1}) = 1,$$

получим:

$$P(\alpha_{p2}/\alpha_{p1}) = P(\alpha_{p2}/\alpha_{q1}) = P(\alpha_{p2}) = a_{p2},$$

$$P(\alpha_{q2}/\alpha_{p1}) = P(\alpha_{q2}/\alpha_{q1}) = P(\alpha_{q2}) = a_{q2}.$$

Аналогично получаем:

$$P(\alpha_{p1}/\alpha_{p2}) = a_{p1},$$

$$P(\alpha_{q1}/\alpha_{p2}) = a_{q1}.$$

Подставляя полученные выражения в (17) будем иметь

$$g_k = \prod_{h=1}^{2} a^{u^k}_{ph\,ph}\, a^{u^k}_{qh\,qh} \qquad k = 1, 2, 3, 4.$$

На этом завершается доказательство базиса.

Прежде чем перейти к индукционному шагу, докажем базис индукции в более общем виде.

Лемма 3. Чтобы наступило равновесие относительно двух локусов, из которых один имеет два аллеля, а другой l аллелей, где $l>2$, необходима независимость комбинирования генов в гаметах.

Доказательство:

Число всевозможных типов гамет будет $2l$. Число всевозможных генотипов — $N_l = \frac{3}{2}(l+1)\,l$. По формуле (4) имеем

$$g_1^* = \sum_{s=1}^{N_l} c_k(s)\, z_s.$$

Далее, проводя выкладки, аналогичные базису индукции, приходим к необходимости выполнения равенств:

$$g_1 g_4 = g_2 g_3$$

$$g_1 g_5 = g_2 g_4$$

. . . . . .

$$g_1 g_{2l} = g_2 g_{2l-1}.$$

Доказательство леммы завершается приведением рассуждений, аналогичных базису индукции.

Индукционный шаг. Предположение индукции следующее: в случае n—1 локуса для установления равновесия необходима независимость комбинирования генов в гаметах. Мы хотим доказать это утверждение для n локусов.

По условию равновесие для n локусов наступило. Тогда по лемме 2 оно наступило и для n—1 локусов. В этом случае по предположению индукции

$$g_k^{n-} = \prod_{h=1}^{n-1} a^{u^k}_{ph\,ph}\, a^{u^k}_{qh\,qh} \qquad k = 1, 2, \cdots, 2^{n-1},$$

где верхний индекс показывает число локусов.

Отметим, что по лемме 1 частоты генов α_{ph} и α_{qh} относительно n и n—1 локусов равны.

Поскольку равновесие относительно n—1 локусов наступило, то вероятности g_k^{n-1} будут постоянны во всех поколениях. Следовательно, можно каждую гамету, состоящую из n—1 генов, рассматривать, как один «ген», вероятность которого равна произведению вероятностей генов, составляющих этот условный ген.

Таким образом, задача сведена к двум локусам, из которых один обладает двумя аллелями α_{ph} и α_{qh}, а другой — $l = 2^{n-1}$.

Тогда по лемме 3 имеем:

$$g_k^n = a_{pn}^{u^k_{pn}} a_{qn}^{u^k_{qn}} \cdot \prod_{h=1}^{n-1} a_{ph}^{u^k_{ph}} a_{qh}^{u^k_{qh}} = \prod_{h=1}^{n} a_{ph}^{u^k_{ph}} a_{qh}^{u^k_{qh}}.$$

Таким образом доказана необходимость условия независимого комбинирования генов.

Доказанная теорема позволяет определить распределение вероятностей генотипов относительно n генов (n=1,2,....) в равновесной популяции по частоте генов. Это может найти применение в исследованиях по генетике популяций человека и медицинской генетике при установлении типа наследования и определения количества генов, вовлеченных в определение того или иного признака.

ЕрНИИММ,
Чаренцаванский филиал ВНИИ генетики,
Институт кардиологии МЗ АрмССР

Поступило 6.VII 1972 г.

Ա. Վ. ՊԵՏՐՈՍՅԱՆ, Շ. Մ. ՔՈՉԱՐՅԱՆ, Ս. Ս. ՁՈՒՐԱԲՅԱՆ

ՀԱՎԱՍԱՐԱԿՇՌՈՒԹՅԱՆ ՀԱՍՆԵԼՈՒ ՊԱՅՄԱՆԸ ՄԵԾ ՊԱՆՄԻԿՏԻԿԱԿԱՆ ՊՈՊՈՒԼՅԱՑԻԱՅՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Կառուցված է մեծ պանմիկտիկ պոպուլյացիայի մաթեմատիկական մոդելը, որի անհատները օժտված են դիպլել լոկուսների կամայական թվով։ Նոր մեթոդով ապացուցվել է գամետներում գեների կոմբինացման անկախության պայմանի բավարարությունը հավասարակշռության հասնելու համար, ինչպես նաև առաջին անգամ ապացուցվել է այդ պայմանի անհրաժեշտությունը։ Ստացված են այնպիսի բանաձևեր, որոնք թույլ են տալիս հավասարակշիռ պոպուլյացիայի համար ըստ գենների հաճախության հաշվարկել բոլոր հնարավոր գենոտիպերի հաճախությունները։

ЛИТЕРАТУРА

1 *Elandt-Johnson., Regina C.* Bull. Math. Biophysics., 29, 437, 1967.
2. *Geiringer, Hilda.* J. Math. and Phys., 26, 246, 1948.
3. *Geiringer, Hilda.* Bull. Math. Biophysics., 11, 197, 1949.
4. *Haldane J. B. S.* J. Genet., 22, 359, 1930.
5. *Hardy G. H.* Science, 28, 45, 1908.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 581.2, 582.28

С. Г. БАТИКЯН

РОСТ И СПОРОНОШЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ FUSARIUM LINK ПРИ ВАРЬИРОВАНИИ ИСТОЧНИКОВ АЗОТИСТОГО ПИТАНИЯ

Исследования показали, что отношение различных видов рода Fusarium к тем или иным источникам азотного питания может быть до некоторой степени использовано как дополнительный критерий для отличия их друг от друга. Особенно характерно ведут себя разные виды и разновидности этого рода в отношении морфологии конидий и культуральных признаков на средах с $(NH_4)_2SO_4$, NH_4NO_3, триптофаном, валином, метионином, орнитином.

Грибы из рода Fusarium Link могут поглощать азот из различных органических и минеральных соединений, включая нитраты и газообразный аммиак. При этом разные виды различно усваивают разные источники азотного питания.

Так Билай [1], изучая рост разных видов Fusarium на различных источниках азотистого питания, установила, что грибы хорошо усваивают углекислый аммоний, KNO_2 в низких концентрациях и KNO_3. Из аминокислот лучше всего усваивались культурами аспарагин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты.

По Сайду, Эльгавари, Гархашу [6], лучшим источником N для Fus. oxysporum является аммоний, а худшим—нитраты.

Интересные данные по источникам питания имеются также в отношении F. solani. Например, по данным Коробейниковой [2], отсутствие одного из таких важных элементов питания, как N, P или K, приводит к количественным и качественным изменениям.

Недостаточная пригодность $(NH_4)_2SO_4$ в качестве источника азота отмечалась Четна, Баруа при изучении физиологии роста F. solani.

Ряд работ имеется и по другим видам Fusarium. Например, у Fus. roseum Lk. лучшими источниками N оказались dl-аланин, dl-лейцин, глицин и глютаминовая кислота, затем соли аммония. Нитраты усваивались плохо [5].

Гархаш [4] изучал отношение F. moniliforme Sheldon к различным источникам N и C. Среди источников N лучше всего усваивался сульфат аммония, затем нитрат аммония. Нитрат калия усваивался хуже.

Нас интересовал вопрос, может ли признак усвоения разных источников азота служить систематическим критерием для разграничения видов рода Fusarium.

В наших опытах изучалось влияние различных неорганических и органических источников азотистого питания на морфологические и культуральные признаки грибов рода Fusarium, взятых из разных секций. В табл. 1 приведен их список.

Таблица 1

Виды Fusarium, взятые для опыта по изучению источников азота

Секция	Вид гриба	Субстрат
I. Roseum	F. avenaceum (Fr.) Sacc.	увядающие гвоздики
II. Roseum	F. semitectum Berk. et Rav. var majus Wr.	засыхающие растения пшеницы
III. Discolor	F. gibbosum App. et Wr. emend. Bilai	гнияющие семена бобовых
IV. Discolor	F. sambucinum Fuck. var. trichothecioides (Wr.) Bilai	гнияющая редиска
V. Discolor	F. sambucinum Fuck. var. ossicolum (Berk. et Curt.) Bilai	гнияющие бананы
VI. Discolor	F. culmorum (W. G. Sm.) Sacc.	засыхающие растения канны
VII. Sporotrichiella	F. sporotrichiella Bilai var. poae (Pk.)	гнияющие луковицы амариллиса
VIII. Elegans	F. oxysporum Schlecht. emend. Snyd. et Hans. f. gladioli Massey	увядающие растения гладиолусов
IX. Martiella	F. javanicum Koord. var. chrysanthemi-leucanthemi var. sp. novae S. Batikian	увядающие растения декоративной ромашки
X. Martiella	F. martiellae-discolorloides sp. novae S. Batikian	почва из-под пшеницы
XI. Martiella	F. solani (Mart.) App. et Wr.	усыхающие растения цинний

Материал и методика. Для опытов были взяты 17 источников органических и неорганических соединений азота:

Неорганические источники: KNO_3, $NaNO_3$, NH_4NO_3, KNO_2, $(NH_4)_2SO_4$.

Органические источники: аспарагин, dl-аланин, гистидин, триптофан, глютаминовая кислота, серин, аргинин, аспарагиновая кислота, метионин, нор-лейцин, орнитин, валин.

Грибы выращивались при 24—26°С на среде Чапека, в которую добавлялись различные источники азота в количестве, эквивалентном содержанию азота в 2 г KNO_3 на 1 л среды.

Для изучения культурально-морфологических особенностей грибов использовалась агаризованная среда Чапека, разлитая по чашкам Петри, а определение сухого веса мицелия производилось на 15-ый день. Мицелий профильтровывали через воронки, ополаскивали несколько раз дистиллированной водой и высушивали в сушильном шкафу при 80—100°С, после чего определяли его сухой вес. Опыты ставились в 2 повторностях.

Данные об усвоении источников азота грибами из рода Fusarium Link приведены в табл. 2.

Из таблицы видно, что различные виды грибов из рода Fusarium усваивают источники азота по-разному, а именно: F. sporotrichiella var. poae из неорганических источников лучше усваивает NH_4NO_3, затем

Таблица 2

Вес мицелия 15-дневных культур некоторых видов Fusarium на среде с разными источниками N, мг

Наименование видов	Неорганические источники				Органические источники								
	KNO_3	NH_4NO_3	KNO_2	$(NH_4)_2SO_4$	валин	аланин	лейцин	орнитин	глютаминовая кислота	серин	аспарагиновая кислота	триптофан	гистидин
F. sporotrichiella v. poae	160	290	100	110	80	300	150	240	100	260	140	80	70
F. avenaceum	110	120	80	80	80	130	130	150	140	290	240	70	70
F. oxysporum f. gladioli	130	210	230	340	120	190	260	220	200	100	100	260	100
F. javanicum v. chrys.-leucanth.	310	180	80	310	50	310	270	180	230	250	180	120	200
F. culmorum	130	110	130	180	160	120	350	130	210	160	120	130	110
F. gibbosum	220	150	150	230	180	1280	180	230	260	220	230	200	190

KNO_3; из органических лучше всего усваивается аланин, затем серин, орнитин, валин, триптофан, гистидин усваиваются плохо.

Наибольший сухой вес мицелия у Fus. avenaceum наблюдается на среде с NH_4NO_3, затем с KNO_3, а из органических источников азота на среде с серином, аспарагиновой кислотой. Хуже всего этот вид усваивал валин, триптофан, гистидин, а из неорганических источников азота—$(NH_4)_2SO_4$.

Наилучший рост у F. oxysporum был на среде с $(NH_4)_2SO_4$, затем с KNO_2, NH_4NO_3 из неорганических источников азота, а из органических хорошо усваивались лейцин, триптофан, затем глютаминовая кислота и аланин.

F. javanicum var. chrysanthemi-leucanthemi из неорганических источников азота хорошо усваивал $(NH_4)_2SO_4$, KNO_3, плохо KNO_2, а из органических источников—аланин, затем лейцин, глютаминовую кислоту, серин, гистидин.

F. culmorum также хорошо рос на среде с $(NH_4)_2SO_4$ из неорганических источников азота, а из органических лучше всего усваивался лейцин, затем глютаминовая кислота, серин, гистидин.

F. gibbosum хорошо усваивал $(NH_4)_2SO_4$, KNO_3 из неорганических источников азота, а из органических—аланин, затем глютаминовую, аспарагиновую кислоты, серин и т. д. Хорошо усваивает почти все источники азота.

Культурально-морфологические признаки у видов Fusarium на среде с различными источниками азота отличались друг от друга.

Так, у F. sporotrichiella var. tricinctum на средах с разными источниками азота окраска мицелия варьирует: она бывает фиолетовой, розовато-фиолетовой, бело-лиловой, розовато-белой, бордовой, красно-фиолетовой и т. д. Соответственно варьирует окраска стромы. Консистенция мицелия на разных средах может быть плотно-паутинистой, пушисто-ватообразной, пленчато-паутинистой или пленчатой.

Наиболее типичное и обильное спорообразование наблюдалось на средах с орнитином, аланином, гистидином и аспарагином. На среде с триптофаном также наблюдалось обилие конидий, но в основном более мелких. На среде с метионином их было меньше, а с валином они вовсе немногочисленны, мелкие, иногда сильно-утолщенные, деформированные.

У F. avenaceum на средах с разными источниками азота окраска мицелия варьирует: она бывает беловато-малиновой, розоватой, желтовато-розовой, желтовато-коричневой, белой, серой. В зависимости от изменения окраски меняется цвет стромы. Она может быть ярко-голубой с зеленоватым оттенком, светло-лилово-розовой, зеленовато-бежевой, кремовой, винно-лилово-фиолетовой, розовато-лилово-сиреневой, лиловой, зеленовато-синей, бордово-фиолетовой. Консистенция мицелия на разных средах ватообразная, ватообразно-хлопьевидная, пленчатая, плотно-ватообразная.

На среде с неорганическими источниками азота у F. avenaceum обилие типичных конидий наблюдалось на среде с KNO_3; с $(NH_4)_2SO_4$ конидии многочисленны, но некрупные; с KNO_2—нетипичные, мелкие; NH_4NO_3 — утолщенные, бесформенные, зернистые. Из органических источников азота конидии наиболее крупные и типичные на среде с глютаминовой кислотой, затем с аланином, нор-лейцином, серином. На среде с триптофаном, гистидином, метионином, орнитином—деформированные, зернистые, мелкие. На среде с аргинином их много, но они мелкие.

У F. oxysporum f. gladioli воздушный мицелий на средах с разными источниками азота лилово-розовый, кремово-лиловый, кремовый, сиреневато-белый, лилово-фиолетовый, синий. Окраска стромы также бывает разной: ярко-голубой с зеленоватым оттенком, светло-лилово-розовой, зеленовато-бежевой, кремовой, винно-лилово-фиолетовой, розовато-сиреневой, зеленовато-синей, бордово-фиолетовой, фиолетовой.

Наиболее типичное, обильное спорообразование наблюдалось на средах с KNO_3, KNO_2, $NaNO_3$. На среде с $(NH_4)_2SO_4$ — конидии типичные, но несколько утолщенные; с NH_4NO_3 были только микроконидии и часто пустые. Из органических источников азота наиболее благоприятными для спороношений оказались аланин, глютаминовая кислота, типичные макроконидии, но размером мельче, были на среде с гистидином. На среде с триптофаном и метионином конидии мелкие, утолщенные, в остальных случаях в основном образовывались микроконидии.

У Fus. culmorum на средах с разными источниками азота окраска мицелия охряно-розовая, беловато-розовая, розовато-вишневая; окраска стромы бордовая, беловато-красная, бордово-фиолетовая, вишнево-бордовая, черно-мышиная, карминно-фиолетовая. Мицелий на разных средах пушистый, пленчато-пушистый, пушисто-хлопьевидный, ватообразный.

Наиболее типичные конидии у F. culmorum образовывались на средах с KNO_3, $NaNO_3$. На среде с KNO_2 среди типичных конидий много было нетипичных; с NH_4NO_3 — в основном нетипичные, утолщенные, по-

терявшие форму; с $(NH_4)_2SO_4$ — обилие конидий среднее, много анастамозирующих. На средах с органическими источниками азота, типичное спорообразование наблюдалось на средах с глютаминовой кислотой, аргинином и аспарагином, где образовывались наиболее крупные конидии, причем больше с 4—6 перегородками, чем с 3; с нор-лейцином, валином, аланином, гистидином — также наблюдалось хорошее спорообразование. На среде с метионином, аспарагиновой кислотой конидии немногочисленные, в основном с 3 перегородками; с орнитином, триптофаном—они деформированные, утолщенные, зернистые.

У Fusarium solani на средах с разными источниками азота окраска мицелия почти не меняется: цвет—от кремового до беловато-кремового. Однако окраска стромы варьирует сильно. Она может быть бежевой, кремово-бежевой, кремово-красной, желтой, желто-коричневой, сиреневато-шоколадной, кремово-желтой, бежевато-розовой, светло-коричневой, кремовой. Консистенция мицелия также на средах с разными источниками N меняется. Она плотно-ватообразная, пленчато-порошистая, порошистая, пленчато-ватообразная, пленчатая.

Наиболее типичные конидии наблюдались на среде с KNO_3, $NaNO_3$, $(NH_4)_2SO_4$, хотя в последнем случае их было немного. На среде с NH_4NO_3 конидии обильные, но зернистые, утолщенные. Из органических источников азота лучшее спорообразование наблюдалось на средах с серином, аргинином, аспарагиновой кислотой, аланином, глютаминовой кислотой, орнитином, валином; с гистидином и триптофаном конидии были нетипичными и утолщенными; с метионином — макроконидии были более мелкими, в основном с I перегородкой, а с нор-лейцином деформированные.

У F. javanicum var. chrysanthemi-leucanthemi окраска мицелия и стромы на разных средах не меняется. Однако консистенция разная. Она может быть ватообразной, пленчатой, пушисто-ватообразной, пушистой, пленчато-волокнистой.

Наилучшее спорообразование с неорганическими источниками азота наблюдалось на среде с KNO_3, $(NH_4)_2SO_4$, KNO_2; однако с NH_4NO_3 — конидии были мелкими с 1 перегородкой. Хорошие конидии на среде с органическими источниками азота наблюдались при использовании нор-лейцина, глютаминовой кислоты. На среде с аспарагином, орнитином, метионином их было немного, наблюдалось больше микроконидий; с аланином, гистидином, серином — микроконидии обильные, макроконидии в основном с 1 перегородкой; с триптофаном — макроконидии все нетипичные, зернистые, перегородки плохо видны.

У F. martiellae-discolorioides окраска мицелия на средах с разными источниками азота синевато-зеленовато-кремоватая, светло-зеленоватая, беловато-бирюзовая, грязно-бурая, белая, лилово-шоколадно-розоватая, буро-желто-кремовая, кремовая или не окрашена. В зависимости от разных источников азота консистенция мицелия хлопьевидно-пленчатая, плотно-порошистая, пушисто-паутинистая, хлопьевидная, паутинисто-порошистая, пушисто-волокнистая, ватообразная.

Наилучшее спорообразование из неорганических источников азота наблюдалось на средах с KNO_3, $NaNO_3$, KNO_2. В последнем случае образовывались крупные, клювовидно-загнутые конидии.

На среде с NH_4NO_3 обильные микроконидии. При органических источниках азота на среде с метионином — обилие конидий среднее, они некрупные; с валином—макроконидии нетипичные, утолщенные, с зернистым содержимым, бесформенные; с гистидином типичных конидий мало.

На средах с остальными органическими источниками азота конидии нормальные.

У F. sambucinum var. trichothecioides окраска мицелия бирюзовая, голубовато-зеленоватая, лилово-белая, лилово-фиолетовая, бордовая, розово-фиолетовая, розово-вишневая. Окраска стромы также варьирует: она темно-синяя, розово-чернильно-фиолетовая, с голубоватым кольцом, розово-фиолетовая, бирюзово-белая, темно-бордовая, вишневая, бордово-фиолетовая, почти черная, фиолетовая. Воздушный мицелий порошисто-пушистый, пленчато-паутинистый, паутинистый, порошисто-паутинистый.

Наилучшее спорообразование у этого гриба из неорганических источников азота наблюдалось на среде с KNO_3; с KNO_2 макроконидии утолщенные, видоизмененные; с органическими источниками азота конидии обильные и типичные во всех случаях.

У F. semitectum var. majus окраска мицелия на средах с разными источниками азота варьирует не сильно. Она розоватая, беловатая, розово-белая. Строма бордовая, ярко-розовая, бордово-фиолетовая, желто-коричневая, зеленоватая, розово-коричневая, зеленовато-бордовая. Консистенция мицелия пленчатая, пушисто-ватообразная, хлопьевидно-пушистая.

Наиболее крупные конидии у этого гриба образовывались на среде с NH_4NO_3, а с $(NH_4)_2SO_4$ — были утолщенными и мелкими. Из сред с органическими источниками азота наиболее типичное спорообразование наблюдалось на средах с орнитином, триптофаном, с множеством крупных макроконидий. На среде с серином конидии были мелкими, в основном с 1 перегородкой.

У F. sambucinum var. ossicolum окраска мицелия бело-розовая, кремово-розовая, кремово-бурая, мутно-розовая, зеленая, ярко-розово-лиловая, шоколадная, бордово-чернильная, буро-фиолетовая. Консистенция мицелия пленчато-паутинистая, слизистая, пленчатая, нитьевидно-волокнистая, волокнистая.

На среде с неорганическими источниками N наблюдалось обильное спорообразование. Однако количество перегородок не превышало 3—5. Из органических же источников азота наилучшими оказались аланин и глютаминовая кислота, в этих случаях преобладали конидии с 5—7 перегородками. На средах с триптофаном, метионином образовывались утолщенные, зернистые, мелкие, нетипичные конидии.

Следует также отметить, что все испытанные штаммы отличались

друг от друга своими культурально-морфологическими признаками. Кроме того, тип воздушного мицелия, окраска на средах с различными источниками азота часто были непохожими (хотя в некоторых случаях совпадали).

Наиболее деформированные конидии у большинства грибов были обнаружены на среде с триптофаном, кроме F. semitectum var. majus. У F. solani на среде с триптофаном конидии были обильные, но очень зернистые. У F. sporotrichiella var. tricinctum на среде с тем же источником азота они были типичные, но более мелкие.

Таким образом, исследования показали, что разные виды из одной и той же секции различно относятся к одним и тем же источникам азота.

Так, F. semitectum var. majus из секции Roseum на среде с NH_4NO_3 образовывал крупные, типичные конидии, а F. avenaceum — утолщенные, бесформенные.

Из сред с органическими источниками азота у F. semitectum var. majus типичные конидии образовывались на среде с триптофаном, тогда как F. avenaceum на той же среде образовывал деформированные конидии. На среде с серином у двух видов конидии были мелкими, в основном с 1 перегородкой. В секции Discolor различия наблюдались не только между разными видами, но и разными формами одного и того же вида. Так, у Fusarium sambucinum var. trichothecioides на среде с органическими источниками азота конидии были обильными и типичными во всех случаях, а у F. sambucinum var. ossicolum на средах с аланином и глютаминовой кислотой преобладали конидии с 5—7 перегородками, на остальных — с 1—3 перегородками; с триптофаном и метионином образовывались деформированные конидии. У F. culmorum из той же секции на среде с $(NH_4)_2SO_4$ возникали обильные анастамозы, тогда как у других видов они отсутствовали. На средах с орнитином и триптофаном преобладали деформированные конидии.

Виды Fusarium из секции Martiella почти на всех средах с неорганическими источниками азота росли одинаково. Только на среде с NH_4NO_3 конидии были мелкими, с 1 перегородкой, а у Fus. solani—зернистые, утолщенные.

На средах с органическими источниками азота лучший рост наблюдался на средах с нор-лейцином и глютаминовой кислотой, у F. javanicum var. chrysanthemi-leucanthemi и F. martiellae-discolorioides, тогда как у F. solani на среде с нор-лейцином образовывались конидии с 1 перегородкой, деформированные.

На среде с метионином и гистидином у всех видов выявилась следующая закономерность: конидии образовывались мелкие, в основном с 1 перегородкой, иногда очень зернистые. У F. martiellae-discolorioides на среде с валином они были утолщенными и бесформенными, тогда как у двух других видов—нормальными.

У видов из секции Sporotrichiella и Elegans наблюдалось некоторое сходство в отношении к источникам азотистого питания. Они хорошо росли на средах с неорганическими источниками азотистого питания,

только F. oxysporum f. gladioli на среде $(NH_4)_2SO_4$ давал типичные, не утолщенные конидии, а на среде с NH_4NO_3 — пустые микроконидии; на среде с триптофаном и метионином конидии были мелкими.

У F. sporotrichiella var. poae на среде с валином, так же как и у F. martiella-discolorioides из секции Martiellae, возникли деформированные, сильно утолщенные конидии.

Из всего вышеизложенного следует, что отношение различных видов Fusarium к источникам азотистого питания до некоторой степени может быть использовано как дополнительный критерий для отличия их друг от друга (но не секций). Особенно специфичны разные виды и разновидности в отношении морфологии образующихся конидий и культуральных признаков на средах с такими источниками азота, как $(NH_4)_2SO_4$, NH_4NO_3, триптофан, валин, метионин, орнитин.

Ереванский государственный университет,
кафедра низших растений

Поступило 6.XII 1972 г.

Ս. Հ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ

FUSARIUM-Ի ՄԻ ՔԱՆԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԱՃԸ ԵՎ ՍՊՈՐԱՏՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱԶՈՏԱԿԱՆ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԻ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ազոտի տարբեր օրգանական և անօրգանական աղբյուրների ազդեցության ուսումնասիրությունը սնուցող միջավայրում Fusarium-ի բազմաթիվ տեսակների և տարատեսակների վրա ցույց տվեց, որ տարբեր տեսակների և տարատեսակների ազոտային նյութի սնուցման այս կամ այն հարաբերությունը, որոշակի սահմաններում կարող է օգտագործվել որպես լրացուցիչ չափանիշ ցեղի տեսակները, բայց ոչ սեկցիաները տարբերելու համար։

Կոնիդիումների մորֆոլոգիայի իմաստով և կուլտուրալ հատկանիշների տեսակետից անչափ բնորոշ են դրսևորում իրենց տարբեր տեսակները և տարատեսակները այն միջավայրում, որտեղ աղբյուր են $(NH_4)_2SO_4$, NH_4NO_3 տրիպտոֆանը, վալինը, մետիոնինը և օրնիտինը։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Билай В. И.* Микробиология, XXIII, 2, М., 1954.
2. *Коробейникова А. В.* Тр. ин-та биологии, 15, Уральск. филиал АН, Свердловск, 1960.
3. *Chetia M., Baruah H. K.* Sci and Cult, 30, 2, 1964.
4. *Harhash A. W.* Acta Biol. et Med. German., 17, 1, 1966.
5. *Lopez M. F., Fergus C. L.* Mycologia, 57, 6, 1965.
6. *Said H. E., L-Hawary M. F. S., Harhash A. W.* Acta Biol. et Med. German., 17, 2, 1966.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 577.1:576.8:096

Е. Н. МАКАРОВА, А. Б. МЕЛКОНЯН

АЗОТНЫЙ ОБМЕН ДРОЖЖЕЙ РОДА CANDIDA. УСВОЕНИЕ СТЕРЕОИЗОМЕРОВ ГЛУТАМИНОВОЙ КИСЛОТЫ ДРОЖЖАМИ РОДА CANDIDA

В статье приводятся данные, касающиеся особенностей усвоения стереоизомеров и рацемата глутаминовой кислоты дрожжами рода Candida.

Подвергавшиеся исследованию культуры хорошо используют все три формы глутаминовой кислоты, в том числе D-изомер. Кроме того, большинство из них предпочитает именно этот изомер и, хотя в данном случае накапливается меньше биомассы, она богаче общим азотом. Наилучшему синтезу биомассы способствует L-изомер, рацемат же по всем показателям уступает стереоизомерам.

Благодаря легкой приспосабливаемости к особым условиям питания микроорганизмы, в отличие от высших организмов, могут использовать D-аминокислоты как источники азота и углерода. Механизм их усвоения пока неясен: вырабатываются ли адаптивные ферменты или происходит изомеризация.

Дрожжевые организмы недостаточно изучены с точки зрения усвоения D-изомеров аминокислот. Правда, в последние годы выявлены факты, свидетельствующие о влиянии D-аминокислот на рост биомассы [2—5]; большой интерес представляют данные, касающиеся накопления D-аминокислот в дрожжевом пуле [1].

Настоящая работа посвящена изучению влияния L- D-, DL-глутаминовой кислоты, как единственного источника азота, на проникновение изомеров в клетку, усвоение глюкозы среды, рост биомассы и содержание в ней общего азота, а также на состав внутриклеточных аминокислот обменного фонда.

Методика. Объектом исследования служили музейные штаммы дрожжей рода Candida: C. utilis 106, C. pulcherrima 95, C. arborea 64, C. chevalieri 66, C. guilliermondii 71, C. guilliermondii membranaefaciens 72, C. tropicalis ДН-3, C. tropicalis К3-10, полученные из отдела типовых культур Института микробиологии АН СССР.

Для выращивания культур применялась жидкая синтетическая среда следующего состава (на 1 л водопроводной воды в г): глюкоза—10, KH_2PO_4—1,23, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$—0,625, NaCl—0,125, $CaCl_2 \cdot 2H_2O$—0,125. В качестве единственного источника азота служили в опытных вариантах стереоизомеры и рацемат глутаминовой кислоты, в контроле—сульфат аммония, которые использовались на основе равенства азота—0,66 г/л—, что обеспечивало рост культуры до полного усвоения глюкозы. Биотин—8 мг, тиамин—500 мкг.

Посевным материалом служила голодающая по азоту культура, которая вносилась в количестве 4—6 мг сухого веса.

Опыты проводились в условиях интенсивной аэрации в 750 мл колбах Эрленмейера (50 мл среды в течение 18—24 час. при температуре 30°.

Проницаемость глутаминовой кислоты в клетки изучалась в фосфатном буфере М/15 с pH 5,5, содержащем рацемат или стереоизомеры глутаминовой кислоты в концентрации 10^{-3} М. Пробы отбирались через 5, 15, 30, 60, 120 мин. После промывки биомассы раствором NaCl проводилась ее экстракция кипящим 80%-ным этанолом. В полученном экстракте определялось содержание общего азота микрометодом Кьельдаля и глутаминовой кислоты—методом количественной хроматографии на бумаге.

Глюкоза определялась микрометодом Хагедорн-Иенсена, биомасса—нефелометрически.

Чистота L-, D-, DL-глутаминовой кислоты определялась хроматографически.

Усвоение глюкозы. Из данных, представленных на рис. 1, следует, что по динамике усвоения глюкозы культуры разделились на 3 группы.

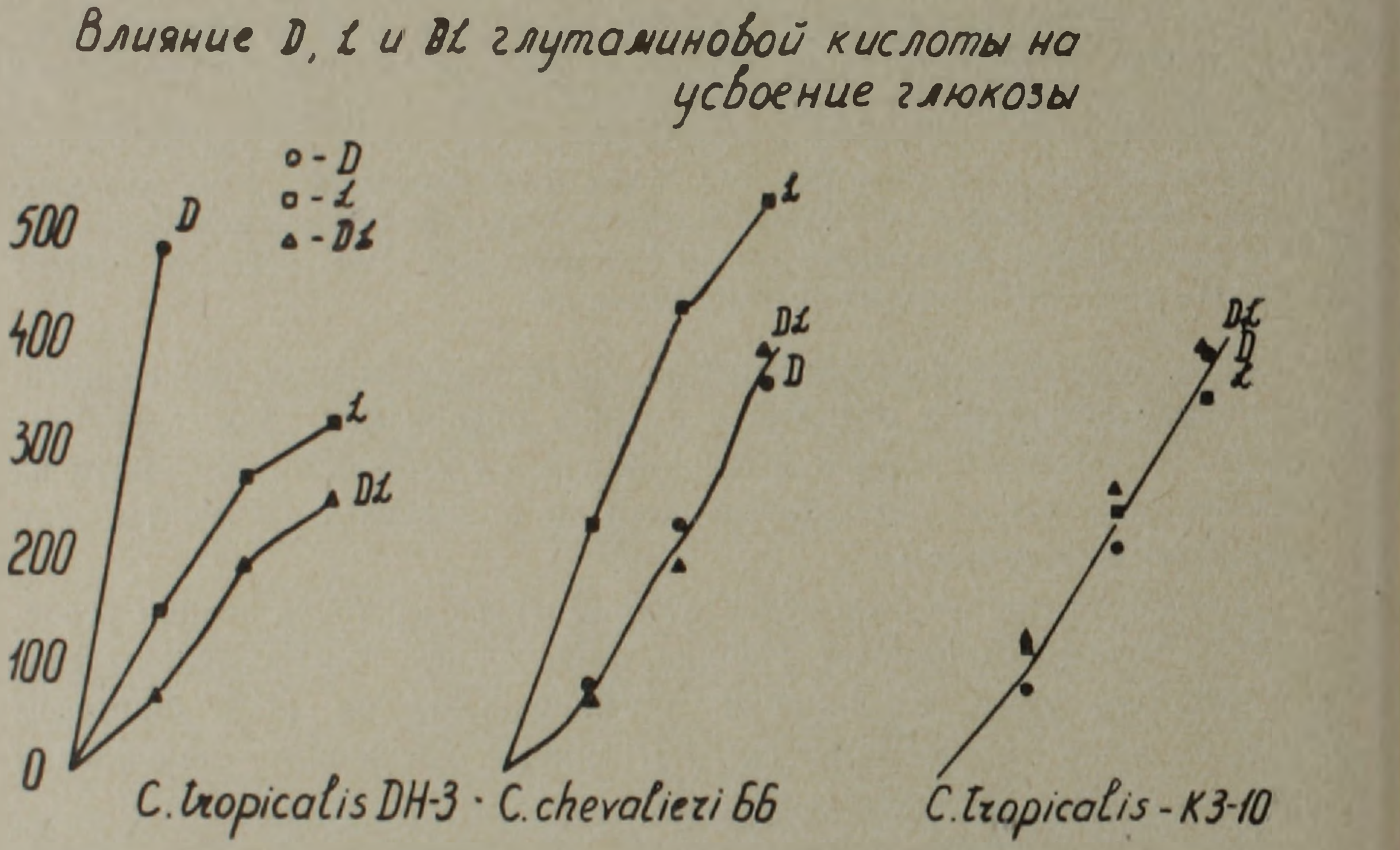


Рис. 1. Влияние D-, L- и DL-глутаминовой кислоты на усвоение глюкозы.

Первая — (C. tropicalis ДН-3, C. pulcherrima, C. utilis, C. guilliermondii) характеризуется быстрым усвоением D-изомера глутаминовой кислоты. Вторая — (C. chevalieri, C. guilliermondii membranaefaciens, C. arborea) быстрым усвоением L-изомера. У C. tropicalis К3—10 все формы глутаминовой кислоты усваиваются с одинаковой скоростью.

В связи с этим наблюдением возник вопрос о возможности более быстрого проникновения в клетку того или иного стереоизомера.

Проникновение стереоизомеров и рацемата глутаминовой кислоты в дрожжевые клетки (табл. 1).

Уже в первые 5 мин наблюдается увеличение общего азота в спирторастворимой фракции всех трех культур при усвоении как стереоизомеров, так и рацемата, достигающее максимума к 60 мин. При инкубировании C. tropicalis ДН-3 с DL, а C. chevalieri с L-глутаминовой кислотой наибольшее количество общего азота накапливается к 30 мин.

Хроматографический анализ показал, что ни одна из форм глутаминовой кислоты не проникает раньше и не появляется в обменном фонде

Таблица 1

Содержание общего азота в спирторастворимой фракции C. tropicalis ДН-3, C. chevalieri и C. tropicalis К3—10 при инкубировании со стереоизомерами и рацематом глутаминовой кислоты, мг %

Время инкубирования, мин	C. tropicalis ДН-3			C. chevalieri 66			C. tropicalis К3—10		
	D-глу	L-глу	DL-глу	D-глу	L-глу	DL-глу	D-глу	L-глу	DL-глу
0		0,13			0,21			0,13	
5	0,15	0,24	0,18	0,42	0,50	0,42	0,39	0,29	0,18
15	0,30	0,34	0,45	0,46	0,76	0,42	0,39	0,34	0,42
30	0,40	0,36	0,70	0,46	0,84	0,46	0,46	0,46	0,30
60	0,51	0,75	0,72	0,50	0,93	0,63	0,59	0,59	0,54
120	0,76	0,72	0,72	0,56	0,89	0,63	0,55	0,76	0,72

позже 5 мин. К 30 мин инкубирования количество глутаминовой кислоты достигает максимума независимо от стереоизомерии, после чего поддерживается на одинаковом уровне. К этому времени в пуле появляются другие аминокислоты—аланин, глутамин, лейцин—в результате чего наблюдается увеличение общего азота в спирторастворимой фракции. Таким образом, нам не удалось установить разницу в скорости проникновения L-, D- и DL-глутаминовой кислоты в дрожжевую клетку.

Синтез биомассы и накопление общего азота в ней (табл. 2).

Таблица 2

Влияние D-, L- и DL-глутаминовой кислоты на синтез биомассы и содержание в ней общего азота (биомасса в мг на 100 мл среды, общий азот в мг %)

Культуры	Сульфат аммония		D-глу		L-глу		DL-глу	
	синтез биомассы	общий азот	синтез биомассы	общий азот	синтез биомассы	общий азот	синтез биомассы	общий азот
C. utilis	214	6,2	500	5,5	374	4,6	375	4,7
C. guilliermondii	180	7,5	480	5,9	530	5,9	240	5,6
C. guill. membranaefaciens	136	7,8	410	6,0	490	6,0	444	5,9
C. arborea	212	—	264	—	316	—	238	—
C. chevalieri	378	8,4	522	7,4	760	6,7	602	6,3
C. tropicalis К3-10	354	6,8	420	6,8	498	6,6	482	5,7
C. tropicalis ДН-3	200	6,7	460	6,7	502	6,5	320	6,3

При усвоении стереоизомеров и рацемата глутаминовой кислоты в качестве единственного источника азота синтез биомассы превышает таковой при усвоении сульфата аммония на 30—180%. Больше всего биомассы синтезируется с L-изомером, уступающим D-изомеру только у C. utilis. Однако D-глутаминовая кислота способствует большему накоплению биомассы у пяти культур по сравнению с DL-глутаминовой

кислотой и только у C. guilliermondii membranaefaciens, C. chevalieri и C. tropicalis КЗ-10 биомассы накапливается больше с рацематом, чем с D-изомером. Можно предположить, что при усвоении DL-глутаминовой кислоты имеет место антагонизм между D- и L-молекулами.

Что касается содержания общего азота, то в биомассе, выращенной на D-изомере, его уровень выше, чем при использовании L-изомера или рацемата, но ниже, чем при усвоении сульфата аммония.

Аминокислотный состав спирторастворимой фракции дрожжей в зависимости от усвоения стереоизомеров глутаминовой кислоты (табл. 3).

Таблица 3

Влияние стереоизомеров глутаминовой кислоты на состав аминокислот спирторастворимой фракции некоторых дрожжей Candida, мкг на 100 мг биомассы

Аминокислоты	C. utilis			C. tropicalis КЗ-10			C. guilliermondii		
	D	L	DL	D	L	DL	D	L	DL
Цистеин	90	—	30	38	38	38	38	90	48
Орнитин	83	226	1416	21	108	150	188	281	113
Лизин	62	63	63	50	50	50	63	63	62
Гистидин	—	234	—	66	38	57	42	42	42
Аргинин	55	—	710	318	422	672	263	57	150
Аспарагиновая кислота	113	113	113	—	—	—	52	105	38
Серин	30	60	45	15	38	45	26	38	30
Глицин	98	98	98	—	42	33	17	17	17
Глутаминовая кислота	846	620	471	926	1299	1475	1350	1840	2124
Треонин	56	45	45	—	15	23	15	12	15
Аланин	266	188	255	95	221	149	150	179	166
Тирозин	—	116	117	66	50	50	75	75	75
Гамма-аминомасляная кислота	83	45	65	75	15	75	100	70	80
Валин-метионин	248	150	180	53	45	45	75	30	75
Лейцин	87	87	105	62	38	50	144	141	141

В конце цикла роста глутаминовая кислота, служащая источником азота, независимо от стереоизомерии в большом количестве накапливается в обменном фонде всех культур. В отличие от C. utilis, у C. guilliermodnii и C. tropicalis наибольшее количество ее найдено при усвоении рацемата и наименьшее—при усвоении D-глутаминовой кислоты.

Стереоизомерия глутаминовой кислоты оказывает влияние на количественное содержание большинства аминокислот, особенно орнитина, аргинина, глутаминовой кислоты (т. е. аминокислот семейства глутаминовой кислоты), в меньшей степени на уровень аланина, валин-метионина, лейцина и других аминокислот. Различие в количественном отношении можно объяснить не только способностью культур к биосинтезу аминокислот, но и скоростью включения их в обмен при усвоении стереоизомеров или рацемата глутаминовой кислоты, так как аминокислотный метаболизм включает в себя как биосинтез, так и распад аминокислот.

Таким образом, D-глутаминовая кислота наряду с L-изомером и рацематом является хорошим источником азота для всех исследованных

культур. Однако лучшему синтезу биомассы дрожжей способствует L-глутаминовая кислота, при усвоении же D-изомера синтезируется меньше биомассы, но она отличается более высоким содержанием общего азота. DL-глутаминовая кислота уступает L- и D-изомерам по всем показателям: усвоение глюкозы, синтез биомассы и содержание в ней общего азота.

Разницы в скорости проникновения в дрожжевую клетку стереоизомеров и рацемата глутаминовой кислоты не установлено, но они оказывают различное влияние на количественное содержание в обменном фонде большинства аминокислот, особенно орнитина, аргинина и глутаминовой кислоты.

Институт микробиологии
АН АрмССР

Поступило 29.III 1972 г.

Ե. Ն. ՄԱԿԱՐՈՎԱ, Ա. Բ. ՄԵԼՔՈՆՅԱՆ

ԳԼՈՒՏԱՄԻՆԱԹԹՎԻ ՍՏԵՐԵՈԻԶՈՄԵՐՆԵՐԻ ՅՈՒՐԱՑՈՒՄԸ CANDIDA ՑԵՂԻ ԽՄՈՐԱՆՆԵՐԻ ԿՈՂՄԻՑ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ուսումնասիրված կուլտուրաները լավ յուրացնում են գլուտամինաթթվի բոլոր երեք ձևերը, այդ թվում և D-իզոմերը։ Բացի այդ, կուլտուրաների մեծ մասի համար առավելապես գերադասելի է հենց այս իզոմերը։ Չնայած տվյալ դեպքում կուտակվում է քիչ կենսապանդված, այն ավելի հարուստ է ընդհանուր ազոտով։

Կենսապանդվածի առավելագույն սինթեզին նպաստում է L-իզոմերը, ռացեմատը բոլոր ցուցանիշներով միջում է ստերեոիզոմերներին։ Գլուտամինաթթվի բոլոր երեք ձևերը բջջաթաղանթով թափանցում են միևնույն արագությամբ։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Bhattaharyya S., Banerjee A.* Canad. J. Microbiol., 15, 9, 1969.
2. *MacWilliam S.* Bioch. Biophys. Acta, 2, 119, 1966.
3. *Haskell B., Wallnöfer U.* Analyt. Biochem., 19, 3, 369, 1967.
4. *Hishinuma F., Izaki K., Takahashi H.* Agric and Biol. Chem., 33, 11, 1969.
5. *Lakne F., Spencer J.* Canad. J. Microbiol., 13, 7, 1967.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

УДК 616.831.005

С. Г. ЗОГРАБЯН, Ю. П. ДАДИВАНЯН, Ю. В. АРУТЮНЯН, В. А. САРКИСЯН

ПРИМЕНЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МЕТОДА ТЕОРИИ ИГР В ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКЕ МОЗГОВЫХ ИНСУЛЬТОВ

Для разработки вычислительных диагностических таблиц, позволяющих дифференцировать три формы инсульта (паренхиматозные кровоизлияния, субарахноидальные кровоизлияния и инфаркты мозга), использован математический метод теории игр.

На ЭВМ «Минск 22» выбираются наиболее важные дифференциально-диагностические симптомы с соответствующими коэффициентами значимости, на основе которых составляются диагностические таблицы. Составленные таблицы дают возможность правильно определять диагноз в 83,3—86% случаев, что не уступает результативности клинической диагностики.

По данным ВОЗ, смертность от сосудистых заболеваний мозга составляет 14%. У таких больных смертность обычно наступает в результате развития мозгового инсульта. Правильное лечение инсультов обычно зависит от их своевременной и точной дифференциальной диагностики, так как методы лечения разных форм их существенно различаются. Между тем ошибки при диагностике инсультов значительны и, по данным ряда авторов [7, 8], достигают 30—40 и более процентов, включая ошибки диагностики в первые дни заболевания.

Для уточнения дифференциальной диагностики инсультов в последние годы некоторые исследователи применяют табличные методы вычислительной диагностики [1, 6, 9]. Этими методами получены удовлетворительные результаты, однако все они имеют определенные недостатки. Укажем на два существенных недостатка, из которых хотя бы один встречается в любой из существующих вычислительных диагностических таблиц.

1. Авторы, составляющие дифференциально-диагностические таблицы, наряду с другими диагностическими признаками, учитывают данные спинномозговой пункции, которая обычно производится в стационарных условиях и во многих случаях решает вопрос диагноза. Это повышает результативность таких диагностических таблиц, однако снижает практическое значение их, так как ими можно пользоваться в основном в больничных условиях.

2. При составлении дифференциально-диагностических таблиц авторы обычно рассматривают две формы инсульта: кровоизлияния и размягчения. Мы считаем целесообразным учет трех форм инсульта с дифференциацией кровоизлияний на паренхиматозные и субарахноидаль-

ные. Центральный Институт неврологии АМН СССР в классификации сосудистых заболеваний нервной системы, предложенной в 1971 году, субарахноидальные кровоизлияния также отделяет от паренхиматозных, в то же время группируя все инфаркты мозга вместе.

Для разработки простой и эффективной вычислительной диагностической таблицы, позволяющей дифференцировать три формы инсульта, мы решили использовать математический метод «теории игр». Выбор этого метода продиктован следующими соображениями. При вычислительной диагностике врач, не имея достаточно полных математических моделей дифференцируемых патологических состояний, фактически должен принимать решение в условиях неопределенности или неполной информации. Наиболее распространенным методом для принятия решения в условиях неопределенности в настоящее время является «теория игр».

Воробьев [2] рассматривает «теорию игр» как основной инструмент математизации многих разделов экономики, социологии, психологии, биологии и других наук. Ледли и Ластед [5], применяя теорию игр, предложили постановку задачи оптимального выбора лечения в условиях неизвестности, т. е в такой ситуации, когда имеется несколько конкурирующих диагнозов, но нет никаких данных о вероятностях, с которыми эти диагнозы могут подтвердиться.

Сущность разработанного нами на основе теории игр метода заключается в следующем. Имеется выборка историй трех форм болезней (соответственно K_1, K_2, K_3 историй). В каждой истории определены и или несколько меньше симптомов. Наличие симптома определяется как 1, отсутствие—0, при этом некоторые симптомы, носящие количественный характер, разбиваются на несколько самостоятельных признаков, один из которых, соответствующий тому интервалу, в котором оказалась величина симптома, имеет значение 1, остальные—0.

Для решения задачи каждой истории болезни ставится в соответствии сумма $y_i = \sum_{j=1}^{n} a_j x_{ij}$, где i—номер истории болезни ($i = 1, 2, \cdots, m$), j—номер симптома, a_j — неизвестные коэффициенты дифференциально-диагностической значимости симптомов, подлежащие определению, x_{ij} — величина j-того симптома в i-той истории.

Ставится цель: подобрать коэффициенты a_j так, чтобы значения y всех историй каждой болезни с максимально возможной плотностью группировались бы вокруг соответствующих чисел b_1, b_2 и b_3, равных средним арифметическим y_i каждой болезни:

$$b_1 = \frac{1}{k_1} \sum_{i=1}^{k_1} \sum_{j=1}^{n} a_j x_{ij};\ b_2 = \frac{1}{k_2} \sum_{i=k_1+1}^{k_1+k_2} \sum_{j=1}^{n} a_j x_{ij};\quad b_3 =$$

$$= \frac{1}{k_3} \sum_{i=k_1+k_2+1}^{m} \sum_{j=1}^{n} a_j x_{ij}. \qquad (0)$$

Среднее значение симптомов в каждой истории болезни обозначим следующим образом:

$$\frac{1}{k_1}\sum_{i=1}^{k_1} x_{ij} = b_{1j};\ \frac{1}{k_2} = \sum_{i=k_1+1}^{k_1+k_2} x_{ij} = b_{2j};\ \frac{1}{k_3} = \sum_{i=k_1+k_2+1}^{m} x_{ij} = b_{3j},$$

введем также обозначения

$$c_{1j} = b_{1j} - b_{2j};\ c_{2j} = b_{1j} - b_{3j};\ c_{3j} = b_{2j} - b_{3j}.$$

Теперь можно написать

$$\begin{cases} a_1c_{11} + a_2c_{12} + \cdots + a_nc_{1n} = b_1 - b_2; \\ a_1c_{21} + a_2c_{22} + \cdots + a_nc_{2n} = b_1 - b_3; \\ a_1c_{31} + a_2c_{32} + \cdots + a_nc_{3n} = b_2 - b_3. \end{cases} \quad (1)$$

Если максимизировать числа $b_1 - b_2$, $b_1 - b_3$ и $b_2 - b_3$, то цель задачи дифференциальной диагностики будет достигнута.

Выпишем таблицу коэффициентов этой системы:

$$\begin{matrix} c_{11}c_{12}\cdots\cdots c_{1n} \\ c_{21}c_{22}\cdots\cdots c_{2n} \\ c_{31}c_{32}\cdots\cdots c_{3n}. \end{matrix} \quad (2)$$

Будем рассматривать эту таблицу как платежную матрицу теории игр. Назовем условно врача первым игроком, а болезнь—вторым игроком. Чистой стратегией врача будет выбор столбца в таблице (2), т. е. симптома, чистой стратегии болезни—выбор строки, т. е. болезни.

Вектор $d = (d_1, d_2 \ldots d_n)$, каждая компонента которого определяет относительную частоту (вероятность), с которой соответствующая чистая стратегия используется в игре, называется смешанной стратегией первого игрока, а вектор $z = (z_1, z_2 \ldots z_m)$, — смешанной стратегией второго игрока. Причем векторы d и z удовлетворяют условиям $d_i \geqslant 0$,

$$i = 1, 2, \cdots, n \quad z_j \geqslant 0,\ j = 1, 2, \cdots, m \cdot \sum_{i=1}^{n} d_i = 1,\ \sum_{j=1}^{m} z_j = 1.$$

Чистые стратегии игроков обозначаются следующим образом:

$$l_i = (\underbrace{0, \cdots, 0,}_{i}\ \overbrace{1,\ 0, \cdots 0}^{p}),\quad l_j = (\underbrace{0, \cdots, 0,\ 1,}_{j}\ \overbrace{0 \cdots, 0}^{m}).$$

Оптимальная стратегия игрока — это стратегия, обеспечивающая ему максимально возможный гарантированный средний выигрыш. Далее, если первый игрок с вероятностью d_j выбирает j-ую чистую стратегию, а второй с вероятностью z_i - - свою i-ую чистую стратегию, то математическое ожидание выигрыша первого игрока равно:

$$M(az) = \sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n} c_{ij}\, a_j\, z_i = zca.$$

Для нахождения оптимальных стратегий игроков (врача и болезни) воспользуемся итеративным методом Брауна-Робинсона [4], при котором игроки на $s+1$ шаге формируют свои очередные смешанные стратегии следующим образом:

$$a^{(s+1)} = \frac{s}{s+2}\, a^{(s)} + \frac{1}{s+2}\, l_j s+1, \qquad (3)$$

$$z^{(s+1)} = \frac{1}{s+2}\, z^{(s)} + \frac{1}{s+2}\, l_i s+1, \qquad (4)$$

где i_{s+1} — номер максимальной компоненты вектора $ca^{(s)}$, j^{s+1} — номер максимальной компоненты вектора $z^{(s)}c$. На $s+1$ шаге игроки находят: второй игрок — $\min_j z^{(s)}c$, первый игрок — $\max_i ca^{s}$. Затем они переходят к формированию смешанных стратегий для следующего шага итерации с помощью формул (3), (4).

Как нетрудно заметить, при нахождении оптимальной стратегии учитывается комбинация из всех рассматриваемых чистых стратегий. В нашем случае чистой стратегией является выбор одного симптома, тем самым рассматриваются разные комбинации из всех симптомов.

Итеративный процесс считается законченным, если с заданной точностью выполняется равенство $\min_j z^{(s)}\, c = \max_i ca^{(s)}$ (5). Векторы $z^{(s)}$ $a^{(s)}$, удовлетворяющие условию (5), являются оптимальными стратегиями сторон (игроков).

Следует иметь в виду, что полученные с помощью теории игр оптимальные стратегии эффективны для получения средней выгоды при многократной реализации однотипных ситуаций и полезны для выработки обобщенных линий поведения. При однократной реализации стратегии, рассчитанные на получение средней выгоды, не всегда будут наилучшими. Из этого следует, что врачи в любом случае должны проявлять элементы творчества, помня о том, что математические модели и методы всегда отражают действительность лишь с определенной степенью приближения [3].

Вернемся к матрице (2). Если рассматривать ее как матрицу игры и минимизировать проигрыш врача (стратегия — выбор столбцов при любой стратегии «природы»), то полученные вероятности выбора столбцов a_j будут удовлетворять требованиям, предъявленным с точки зрения дифференциальной диагностики к удельным весам a_j.

Определив приведенным способом a_j и подставив его значения в систему (0), получим величину критических диагностических чисел b_1, b_2 и b_3. При дифференциальной диагностике последовательность действий должна быть следующей. При поступлении больного измеряются все симптомы x_j, вычисляется сумма $\sum_{j-i}^{n} a_j x_i$ и сопоставляется с числа-

ми b. Вероятный диагноз определяется по статистическим характеристикам близости к какому-нибудь из этих чисел. Использованием в конце исходного материала можно получить возможность вычислить и вероятность точности диагноза.

При конкретных расчетах из матрицы (2) методом теории игр определяется несколько значений a_j, остальные a_j получаются практически равными нулю. Эти столбцы снимаются из таблицы, и расчеты повторяются до набора необходимого количества симптомов. В конце полученные самостоятельные группы а сводятся в единый диагностирующий комплекс симптомов.

Мы рассмотрели 159 случаев инсульта в острой стадии. Определив частоты проявления 115 дифференциально-диагностических признаков в этих историях болезней, разделенных на три группы соответственно рассматриваемым трем формам инсульта, получили две матрицы типа (2). Полученные матрицы обработали на ЭВМ «Минск 22» математическим методом, основанным на теории игр. В результате получили наиболее ценные диагностические признаки с их коэффициентами значимости, 53 признака для диагностики в первый день инсульта и 47 для диагностики на 2—5-ый день. На основе выделенных признаков составили две вычислительные диагностические таблицы (приводится табл. 1).

Таблица 1

Вычислительная таблица для дифференциальной диагностики инсультов в первый день заболевания

Симптомы	Градация симптома (признак)	Коэффициент значимости
1	2	3
Возраст	до 40 лет	+10
	от 40 до 60 лет	—21
Гипертоническая болезнь в анамнезе	—	— 7
Ревматизм в анамнезе	—	+24
Отсутствие преходящих нарушений в анамнезе	—	—10
Предвестники инсульта	по гипертоническому типу	—54
	по ишемическому типу	+23
Начало инсульта во время сна или в состоянии покоя	—	+42
Темп развития инсульта	за секунды	—29
	за минуты	— 8
	от одного до 12 часов	+51
	12 часов и больше	+ 11
Характер развития инсульта	стационарный	+55
	скачкообразный	—63
	прогрессирование общемозговых симптомов	—10
	регресс очаговых симптомов	+57
Состояние сознания	ясное	+ 7
	сопор	— 46
	кома	—16
Потеря сознания	за секунды от начала инсульта	—20
	за минуты от начала инсульта	—10
Рвота	многократная	—10
	за минуты от начала инсульта	—10

1	2	4
Отсутствие сильной головной боли	—	+40
Нарушение дыхания	—	—37
Пневмония	—	+11
Острый инфаркт миокарда или недостаточность кровообращения II—III степени	—	+11
Гипертрофия левого желудочка сердца	—	—15
Артериальное давление в начале инсульта более 140/90	—	— 8
Пульс	аритмичный	+31
	частый, больше 100	—19
	напряженный	—35
Асимметричная пульсация сонных артерий	—	+25
Положение больного	активное	+31
	пассивное	—21
Отсутствие менингеальных симптомов	—	+41
Отсутствие корнеальных рефлексов с двух сторон	—	—37
Утрата зрачковой реакции на свет	—	—59
Выраженные глазодвигательные нарушения	—	—56
Оптико- или окулопирамидный синдром	—	+16
Плавающие движения глазных яблок	—	—19
Нормальное глазное дно	—	+60
Неравномерный гемипарез	—	+31
Афазия	—	+23
Снижение сухожильных рефлексов	—	—54
Горметония или ранняя контрактура	—	—21
Судорожные припадки	—	—48
Нарушение тазовых функций	—	—36
Температура	до 37,5°	+41
	37,5 и выше	—30
Количество лейкоцитов крови	до 8 тысяч	+19
	13 тысяч и больше	—60
	нейтрофильный лейкоцитоз	—16

Согласно описанной методике, диагноз по таблицам ставится следующим образом. Вначале определяется у больного наличие или отсутствие всех описанных в таблице симптомов. Затем определяется сумма коэффициентов значимости всех выявленных у больного симптомов. Сравнением этого числа с пороговыми значениями диагностических чисел, определяющих каждую из трех форм инсульта, диагностируем заболевание.

Пороговыми диагностическими числами для табл. 1 являются числа —45 и —235. При диагностировании по этой таблице, если сумма коэффициентов значимости превышает —45, то определяется инфаркт мозга, при сумме меньше —235 — паренхиматозное кровоизлияние и при сумме в интервале между —45 и —235 — субарахноидальное кровоизлияние.

При проверке диагностических таблиц на обучающем материале (159 случаев) правильный диагноз получили в первый день заболевания в 86%, во 2—5-й — в 84,6% случаев, при проверке на контрольной группе наблюдений (73 случая) — соответственно в 84,1 и в 83,3% % случаев.

Таким образом, с использованием математического метода теории игр получены вычислительные дифференциально-диагностические таблицы, результативность которых в первые дни инсульта не уступает таковой клинической диагностики.

Ереванский ГИДУВ,
кафедра неврологии и нейрохирургии

Поступило 2.XI 1972 г.

Ս. Գ. ԶՈՂՐԱԲՅԱՆ, Յու. Պ. ԴԱՎԻՎԱՆՅԱՆ, Յու. Վ. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ, Վ. Ա. ՍԱՐԳՍՅԱՆ

ԽԱՂԵՐԻ ՄԱԹԵՄԱՏԻԿԱԿԱՆ ՏԵՍՈՒԹՅԱՆ ԴՐՈՒՅԹՆԵՐԻ ՕԳՏԱԳՈՐԾՈՒՄԸ ԿԱԹՎԱՆՆԵՐԻ ԴԻՖԵՐԵՆՑԻԱԼ ԱԽՏՈՐՈՇՄԱՆ ՀԱՄԱՐ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Գլխուղեղի կաթվածի երեք հիմնական ձևերի (պարենխիմատոզ արյունազեղում, սուբարախնոիդալ արյունազեղում և ուղեղի ինֆարկտ) ախտորոշման համար մշակվել են հաշվողական ազդուսակներ՝ օգտվելով խաղերի մաթեմատիկական տեսության դրույթներից։

Խնդրի լուծումը բերվում է «խաղային» վիճակի, որտեղ բժիշկը իր «օպտիմալ ստրատեգիայով» հանդես է գալիս հիվանդության բնույթի դեմ։ Խաղերի տեսության մեթոդով, «Մինսկ-22» էՀՄ-ի օգնությամբ ընտրվում են կաթևորագույն ախտորոշման նշաններն իրենց նշանակության գործակիցներով, որոնց հիման վրա կազմվում են ախտորոշման ազդուսակներ։

Մշակել ենք 232 հիվանդության նկարագրություններ, որոնց հիման վրա ստացված ազդուսակները տալիս են 83,3—86% ախտորոշման ճշտություն։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Балинов О. А., Иовлев Б. В., Левин Г. З., Тонконогий И. М.* Журн. невроп. и психиатр., 67, 9, 1967.
2. *Воробьев Н. Н.* В сб. Методологические проблемы кибернетики. М., 1970.
3. *Георгиевский А. С., Журкович К. Я., Поляков Л. Ч.* В кн. Советское здравоохранение и кибернетика. Л., 1966.
4. *Гольштейн Е. Г., Юдин Д. Б.* В кн. Новые направления в линейном программировании. М., 1968.
5. *Ледли Р., Ластед Л.* В сб. Математические проблемы в биологии. М., 1966.
6. *Мисюк Н. С., Довнар И. Н.* В сб. Электронные вычислительные машины в невропатологии. Минск, 1968.
7. *Тонконогий И. М., Иовлев Б. В., Гурвиц Т. В.* В сб. Дифференциальная диагностика кровоизлияний в мозг и инфарктов мозга в острейшем периоде. М., 1971.
8. *Хроленко Д. Е., Коноваленко В. Н.* В сб. Дифференциальная диагностика кровоизлияний в мозг и инфарктов мозга в острейшем периоде. М., 1971.
9. *Шефер Д. Г., Шмушкевич Л. С., Штуц В. Н.* В сб. Дифференциальная диагностика кровоизлияний в мозг и инфарктов мозга в острейшем периоде. М., 1971.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.542.1:576.3

П. А. ГАНДИЛЯН

ДВЕ НОВЫЕ НАХОДКИ ИЗ ФЛОРЫ АРМЯНСКОЙ ССР

Сообщается о двух новых находках из флоры Армянской ССР: Aegilops tauschii Cosson ssp. tauschii convar. paleidenticulata Gandil. (conv. nova) и новой гексаплоидной (2n=42) расы мышиного ячменя — Hordeum murinum L. sensu Trof. et Kob.

При изучении видового и внутривидового полиморфизма родов Aegilops L., Hordeum L. и других злаковых мной обнаружены новые виды и формы для флоры Армении [1, 2]. Летом 1972 г. недалеко от г. Еревана были обнаружены естественные заросли Amblyopyrum muticum Eig (=Aegilops mutica Boiss.), но в этом сообщении речь идет о других находках.

1. Новая конвариация в пределах эгилопса тауши (оттопыренного) — Aegilops tauschii Cosson (=Ae. squarrosa non L.) ssp. tauschii convar paleidenticulata Gandil. (convarietas nova).

Эгилопс тауши (оттопыренный) считается донором генома Д у гексаплоидных пшениц (типа T. aestivum L. с геномной формулой АВД). Поэтому познание его внутривидового полиморфизма имеет научное и практическое значение.

Очень существенным признаком этого вида является характер верхнего края колосковой чешуи. В монографии Жуковского [3, стр. 435] об этом признаке в отношении Ae. tauschii (Ae. squarrosa) говорится «...горизонтально срезанный, утолщенный, без остей и зубцов». Такой тип колосковой чешуи считается очень стойким. Во «Флоре СССР» [4, стр. 670] также сказано, что у эгилопса оттопыренного «клк. чш. совершенно без зубцов, с горизонтально срезанным верхним краем». Подобные же указания имеются и в других определителях. Однако в монографии Эйга [8] и Бора [6] отмечен маленький зубчик в одном углу.

При изучении армянских образцов Ae. tauschii выяснилось, что имеется обособленная определенная группа форм, которые на верхнем крае колосковой чешуи, в одном углу, имеют маленький зубчик, а на самой чешуе—выступающий нерв в виде рудиментарного или зачаточного киля (рис. 1). Рудиментарный киль, который заканчивается маленьким зубчиком, делает упомянутую группу форм как бы морфологически связывающим звеном, с одной стороны, между секциями Vertebrata Zhuk. (донор генома D) и Sitopsis (Jaub. et Spach.) Zhuk. рода Aegilops (донор генома B), а с другой — между Aegilops tauschii (донор генома D) и родом Triticum (T. boeoticum, T. monococcum — доноры генома A).

Исходя из вышеизложенного, считаю целесообразным формы Ae. tauschii с зачаточным килем и мелким зубчиком на колосковой чешуе выделить в отдельный таксон в пределах этого же вида. Имея в виду тот факт, что в пределах этой группы встречаются формы с разной окраской колоса (белая, красноватая, черноватая и др.), всех их соединяю в группу разновидностей (convarietas).

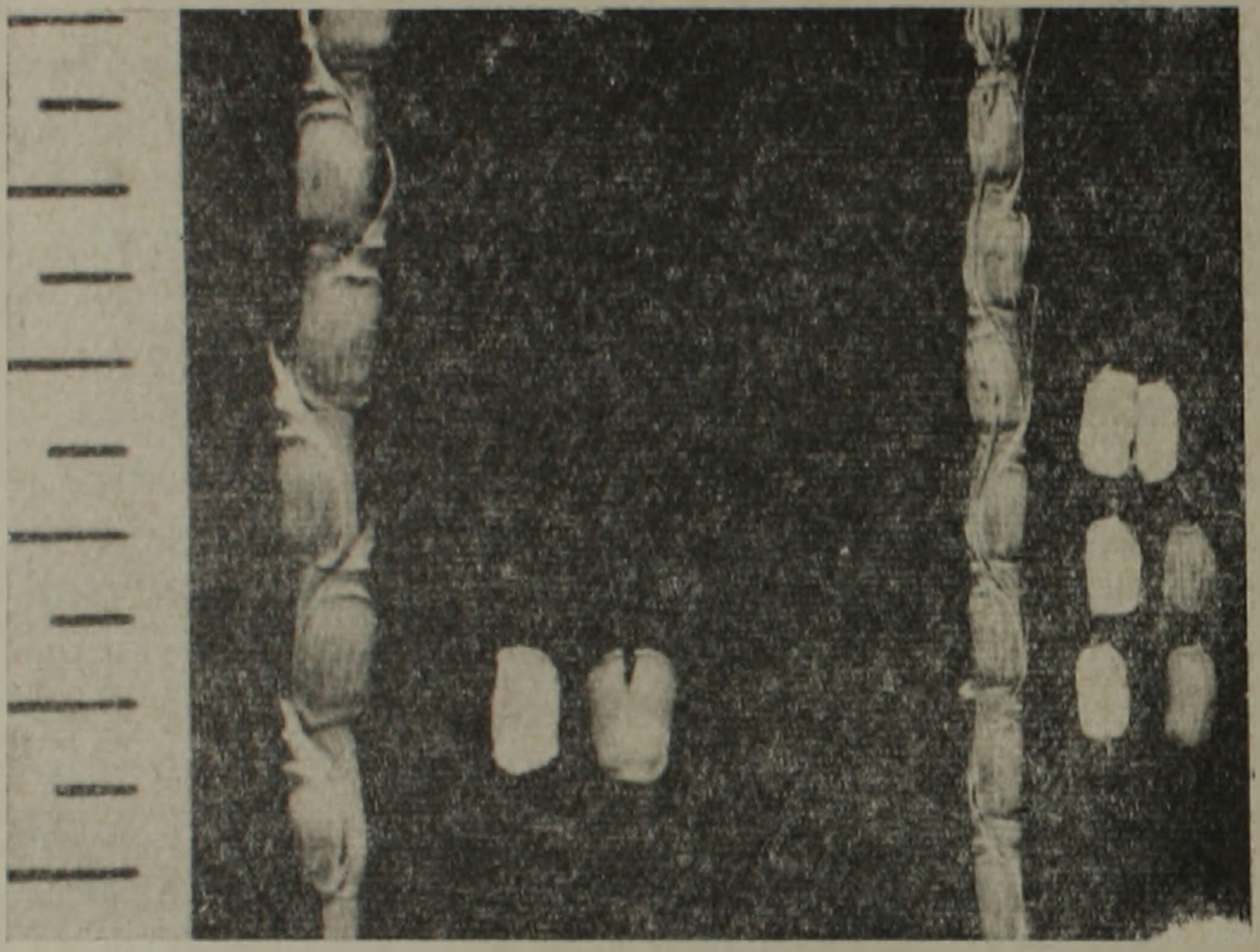


Рис. 1. Слева — колос и колосковые чешуи Aegilops tauschii Cosson ssp. strangulata Eig; справа — колос и колосковые чешуи Aegilops tauschii Cosson ssp. tauschii conv. paleidenticulata Gandil. (convar. nova).

Ниже дается диагноз новой конвариации.

Aegilops tauschii Cosson (=Ae. sqarrosa L.) subsp. tauschii (subsp eusquarrosa Eig) convarietas paleidenticulata Gandil. (conv. nov.). Отличается от типичной subsp. tauschii тем, что на колосковой чешуе один из боковых нервов сравнительно выпуклый, в форме киля, который заканчивается наверху маленьким зубчиком.

Тип: Армянская ССР, ущелье р. Раздан (около г. Еревана), VII. 1969, собрал П. А. Гандилян. Хранится в гербарии Всесоюзного института растениеводства (ВИР) — Ленинград, № 1554 (интродукционный № 064325), изотип — на кафедре боганики Армсельхозинститута.

Aegilops tauschii Cosson (=Ae. squarrosa L.) subsp. tauschii (subsp. eusquarrosa Eig) convarietas paleidenticulata Gandil. (conv. nova).

A. forma typica subsp. tauschii nervo glumae magis convexo carinaformi apice denticulato differt.

Typus: RRS Armenia, in angustiis fl. Rasdan (proppe opp. Erevan) VII.1969, P. A. Gandiljan legit. In herbario Instituti culturae Plantarum URSS (WYR-Leningrad) N 1554 (introd. N 064325), isotypus in cathedra Botanicae Instituti Agriculturae RSS Armeniae conservatur.

2. Новая, гексаплоидная (2n=42) раса мышиного ячменя — Hordeum murinum L. sensu Trof. et Kob.

Систематика вида H. murinum L. довольна запутана. Его часто смешивают с H. leporinum Link. Не вникая в подробности этого вопроса, отметим, что H. murinum здесь приводится в понимании Трофимовской и Кобылянского [5]. Исходя из цитологических и морфологических исследований, они считают, что H. leporinum является диплоидным видом (2n=14), а H. murinum — тетраплоидным (2n=28); описываются также морфологические различия между ними.

Цитологическими исследованиями разных образцов H. murinum L. sensu Trof. et Kob., собранных на территории Армянской ССР, выяснилось, что здесь имеется и гексаплоидная раса (рис. 2). Тетраплоидные

Рис. 2. Нормальный (слева) и ветвистые колосья новой, гексаплоидной (2n=42) расы Hordeum murinum L.

и гексаплоидные расы H. murinum морфологически мало чем отличаются друг от друга, в основном количественными признаками: у гексаплоидной расы сравнительно крупнее колосья, колоски, цветки и пр.

Райати и др. [9] считают, что H. murinum является тетраплоидным видом и что он вместе с H. leporinum составляет один сборный вид. Боуден [7] в пределах H. leporinum описал гексаплоидную разновидность (v. simulans Bowd.).

Гексаплоидная раса (2n=42) в комплексе murinum в Советском Союзе отмечается впервые нами [2].

Цитологические исследования сотрудника отдела серых хлебов ВИР (Ленинград) Г. Н. Гудковой подтвердили гексаплоидность моего образца H. murinum. Является ли эта эта раса алло- или автогексаплоидом, должно решиться цитогенетическими исследованиями. Если окажется, что она является аллогексаплоидом, тогда целесообразно выделить ее

как отдельный вид под названием Hordeum hrasdanicum (впервые его колосья и растения собраны в ущелье р. Раздан около г. Еревана).

Армянский сельскохозяйственный институт,
кафедра ботаники

Поступило 31.X 1972 г.

Պ. Ա. ԳԱՆԴԻԼՅԱՆ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՈՂ ՑԼՈՐԱՅԻՑ ԲՐԻՈՒ ՆՈՐ ՀԱՅՏՆԱԲԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում հաղորդվում է Հայաստանի ֆլորայի երկու նոր ներկայացուցիչների մասին։

Aegilops tauschii Cosson subsp. tauschii convar. paleidenticulata Gandil. *տիպիկ* subsp. tauschii-*ից տարբերվում է նրանով, որ հասկիկային թեփուկի վրայի կողքային ներվերից մեկը համեմատաբար շատ է ուռուցիկ, հիշեցնում է սաղմնային ողնուց և վերջանում է փոքրիկ ատամիկով։ Այդպիսի հասկիկային թեփուկ ունեցող տարբեր դույնի հասկանի ձևերը (տարատեսակները) խմբավորվում են մեկ* convarietus-*ի մեջ։*

Մկնագարու (Hordeum murinum L.) *մի ուսում, որի սոմատիկ բջիջներում քրոմոսոմների թիվը 28-ի փոխարեն 42 է։ Եթե ապացուցվի, որ այն ալոհեքսապլոիդ է, կարելի է նկարագրել որպես նոր տեսակ.* — Hordeum hrasdanicum *(առաջին անգամ հայտնաբերվել է Հրազդանի ձորում)։*

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гандилян П. А.* Известия АН АрмССР (биол. науки), 17, 12, 1964.
2. *Гандилян П. А.* ДАН АрмССР, 52, 5, 1971.
3. *Жуковский П. М.* Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18, 1, 1928.
4. *Невский С. А.* Эгилопс—Aegilops L. Флора СССР, 2, 1934.
5. *Трофимовская А. Я., Кобылянский В. Д.* Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 36, 1, 1964.
6. *Bor N. L.* Flora Iranica. Gramineae, 1970.
7. *Bowden W. M.* Canad. Journ. Bot., 40, 12.
8. *Eig A.* Monographisch-kritische ueber sicht der Gattung Aegilops. Berlin, 1929.
9. *Rajathy T., Morrison J. W.* and *Symaco S.* Proc. I internat. Barley Genet. symp., Wagenigen, 1964.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 612.822.3—087—612.843.5

Ж. С. САРКИСЯН, А. А. ГАРИБЯН, Д. К. РОСТОМЯН, С. Г. САКЯН

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ ПАЛЛИДУМА С ПЕРЕДНИМИ ОТДЕЛАМИ МОЗГА У КОШЕК

Экспериментальными исследованиями показано, что паллидум принимает участие не только в механизмах моторной регуляции, но и в высших интегративных функциях мозга [4—6]. Полное билатеральное разрушение паллидума приводит к исчезновению ранее выработанных искусственных условных рефлексов и к невозможности их образования вновь [4, 6]. Частичное разрушение этой структуры в обоих полушариях мозга влечет за собой удлинение латентного периода условных реакций, замедление скорости образования условных пищевых рефлексов и нарушение сенсорной интеграции возбуждений в стадии афферентного синтеза [4—7]. Последнее выражалось в том, что в специальных опытах с выбором стороны подкрепления, когда животное на один сигнал должно было подбегать к левой кормушке и нажимать на педаль, а на другой—к правой, паллидотомия приводила к большому проценту (30—50%) ошибок по сравнению с нормой. У оперированных подопытных животных нарушался процесс отбора и сличения наличной информации со следами той информации, которая хранится в аппарате памяти. В другой серии экспериментов было показано, что процесс селекции, компарации и интеграции сенсорных возбуждений происходит и в случае билатерального разрушения гиппокампа [4, 7]. В опытах же Анохина [1, 2], Шумилиной [9], Батуева [3], Шустина [10] и других показано, что подобные нарушения наблюдаются и при разрушении лобных долей мозга.

Обобщая результаты изложенных выше данных, Л. С. Гамбарян и А. А. Гарибян выдвинули представление о лобно-паллидо-гиппокампальной интегрирующей системе, осуществляющей отбор, анализ и синтез адекватной информации для программирования всего последующего поведения [5]. Учитывая изложенное, мы поставили перед собой задачу выяснить методом электрофизиологического анализа наличие функциональных связей между отмеченными структурами.

В настоящей работе приводятся данные по изучению связей паллидума с передним отделом мозга.

Методика. Опыты проведены на животных (11 кошек). Под нембуталовым наркозом (40 мг/кг веса) вскрывалась черепная коробка над лобными долями мозга. С по-

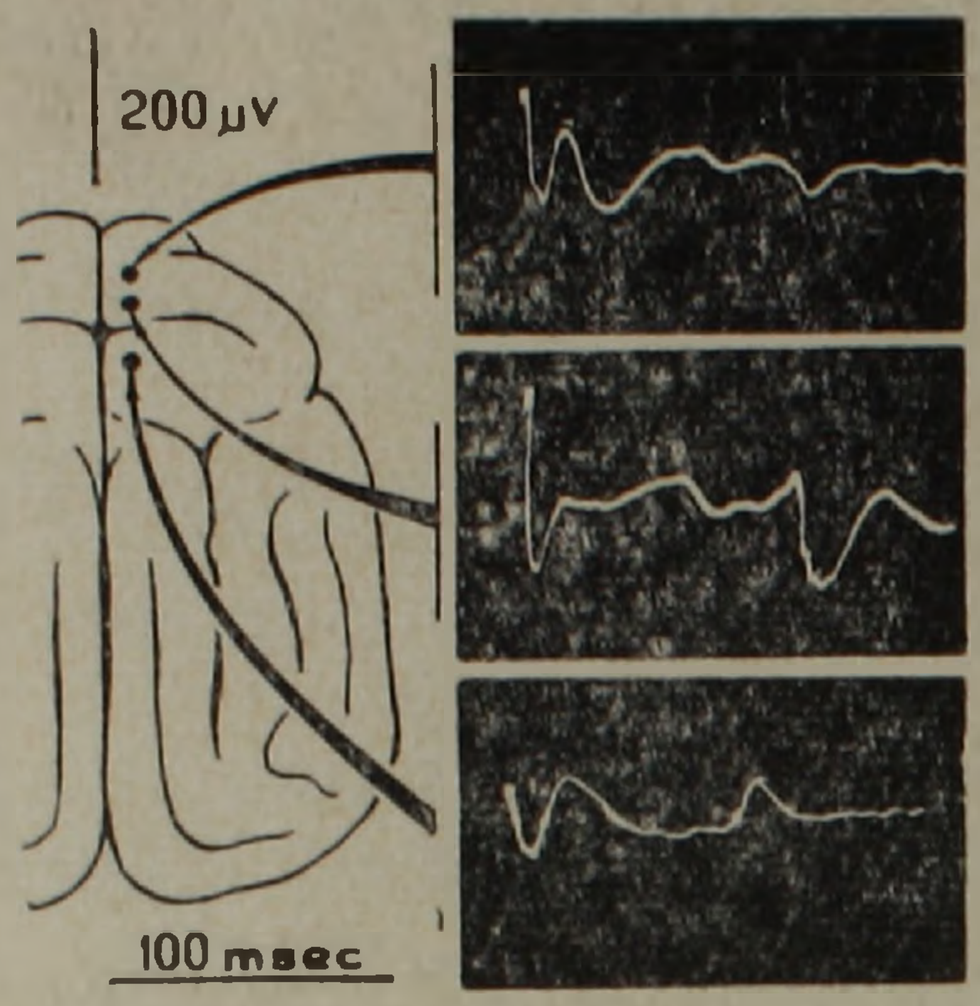


Рис. 1. Вызванные потенциалы в передних отделах мозга на раздражение паллидума. На схеме мозга точками указаны области отведения потенциалов.

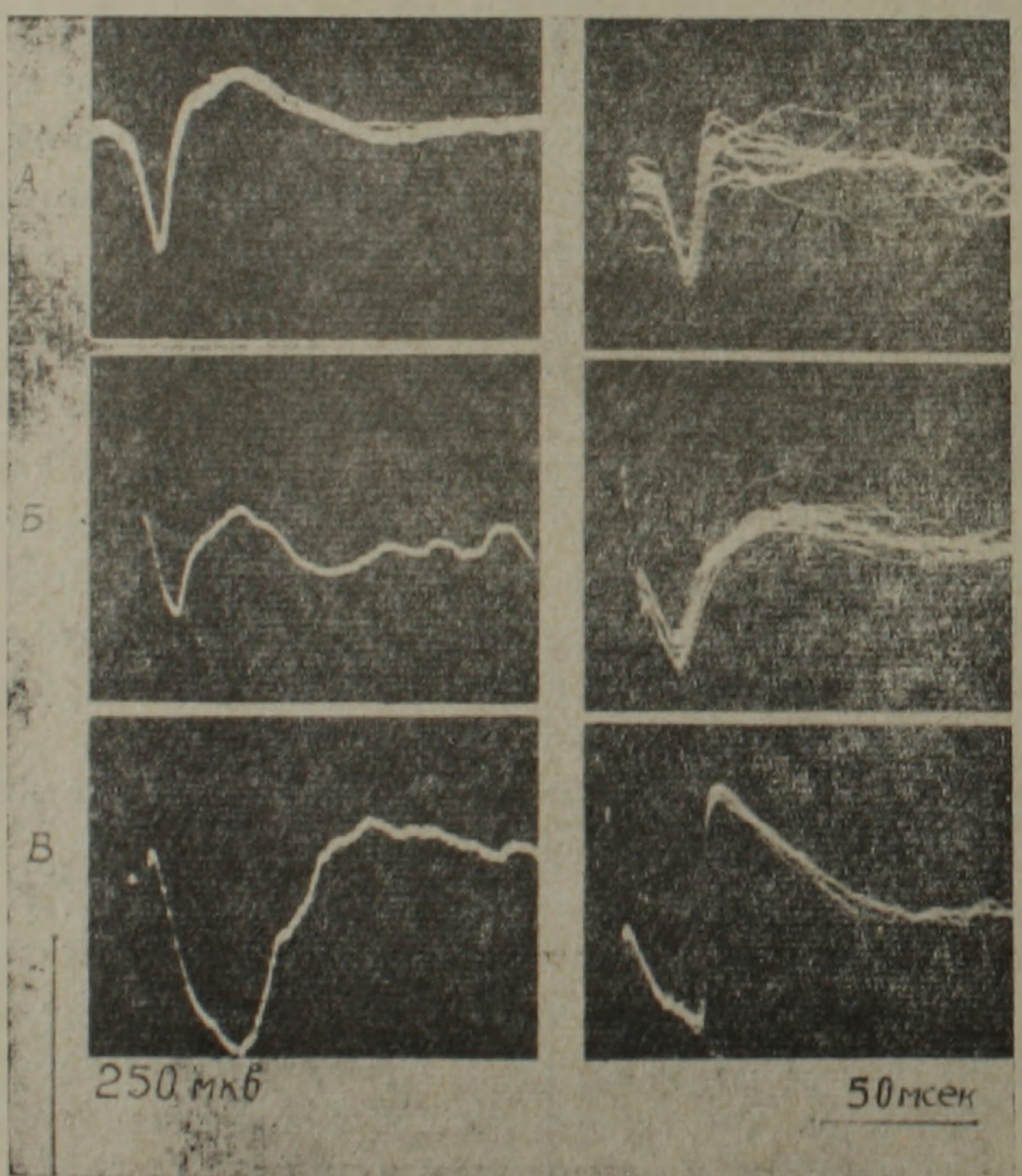


Рис. 2. Вызванные потенциалы, зарегистрированные в I соматосенсорной коре левого полушария у кошек № 3 (слева) и № 7 (справа). А—на раздражение правого седалищного нерва. Б—на раздражение бледного шара левой стороны. В—на одновременное раздражение седалищного нерва и бледного шара.

мощью стереотаксических координат по атласу Джаспера и Айжмона-Марсана вводились раздражающие электроды в левый и правый паллидум (F=14, L=7, H= −2). Раздражая паллидум импульсами прямоугольного тока (напряжение 3 в и длительность 1 мсек), обнаруживались области коры, где могли быть зарегистрированы вызванные потенциалы. При регистрации вызванных потенциалов применялась ждущая развертка катодного луча осциллографа CI—19, синхронизированная с электронным стимулятором. Для получения статистически достоверных результатов в каждом опыте производилась суперпозиция 8—10 последовательных биоэлектрических ответов. По окончании опытов пропусканием тока через раздражающие электроды производилась коагуляция области нахождения кончиков электродов.

Результаты. В первой серии наших экспериментов было обнаружено, что раздражения паллидума приводят к появлению коротколатентных ответов как в передней сигмовидной извилине коры (лобная доля), так и в задней сигмовидной извилине. Непосредственно за раздражением паллидума появлялись ответы во всех точках отведения.

Четкие вызванные потенциалы регистрировались в случае раздражения ипсилатерального паллидума. Первичный ответ выражался в положительном колебании потенциала (рис. 1).

В другой серии экспериментов изучался эффект влияния стимуляции паллидума на вызванные ответы в коре мозга при раздражении периферических нервов.

Опыты показали, что при одновременном раздражении паллидума и седалищного нерва наблюдается усиление вызванного в коре ответа (рис. 2). Данные как первой, так и второй серии экспериментов показали, что существует тесная связь между паллидумом и передними отделами мозга. Можно полагать, что наличие этой функциональной связи обеспечивает возможность тесного взаимодействия паллидума и лобных отделов мозга в механизмах афферентного синтеза.

Лаборатория
нейробионики АН АрмССР

Поступило 27.VI.1972 г.

Ժ. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ, Ա. Ա. ՂԱՐԻԲՅԱՆ, Դ. Կ. ԽՈՍՏՈՄՅԱՆ, Ս. Գ. ՍԱՀԱԿՅԱՆ

ԴԺԳՈՒՅՆ ՄԱՐՄՆԻ ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ԿԱՊԵՐԸ ՈՒՂԵՂԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ՄԱՍԵՐԻ ՀԵՏ ԿԱՏՈՒՆՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Փորձերը ցույց են տվել, որ համակողմանի դժգույն մարմնի գրգռումը կեղևի ճակատային բլթերում առաջացնում է կարճատև լատենցիայով պատասխաններ։

Դժգույն մարմնի և պերիֆերիկ ներվի միաժամանակյա գրգռումը կեղևի նույն շրջանում ուժեղացնում է պատասխանները։

Ստացված արդյունքները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ ֆունկցիոնալ կապի առկայությունը ապահովում է սերտ փոխազդեցությունը դժգույն մարմնի և ճակատային բլթերի աֆերենտ սինթեզի մեխանիզմներում։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса, М., 1968.
2. *Анохин П. К.* Успехи физиологических наук, 1, 1, 1970.
3. *Батуев А. С.* Функции двигательного анализатора. Изд. ЛГУ, 1970.
4. *Гамбарян Л. С.* ДАН СССР, 196, 4, 1971.
5. *Гамбарян Л. С., Гарибян А. А.* Биологический журнал Армении, XXV, 6, 1972.
6. *Гамбарян Л. С., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С., Ганадян В. О.* Exp. Brain Res., 12, 1971.
7. *Гамбарян Л. С., Коваль И. Н., Гарибян А. А., Саркисян Ж. С.* Exp. Brain Res., 15, 1972.
8. *Саркисян Ж. С., Гарибян А. А., Казарян А. Г., Туманян В. А., Казарян Г. М.* Биологический журнал Армении, XXV, 1, 1972.
9. *Шумилина А. И.* Лобные доли и регуляция психических процессов. Изд. МГУ, 1966.
10. *Шустин Н. А.* Физиология лобных долей головного мозга. Медгиз, 1959.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 612.833.81+612.826.5

И. Р. МАДАТОВА

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ У КОШЕК ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ КРАСНОГО ЯДРА

В работе исследовалась роль красного ядра в условнорефлекторном поведении кошек. Результаты опытов показали, что повреждение красного ядра приводит к некоторым временным проходящим изменениям в рефлексах.

В работе исследовалась роль красного ядра в условнорефлекторном поведении.

Материал и методика. Опыты проводились на шести животных. У одной группы кошек предварительно вырабатывался натуральный двигательный рефлекс: кошки обучались на вид мяса нажимать на педаль, и, открыв доступ к нему, захватить мясо. У второй группы животных предварительно вырабатывался искусственный пищевой двигательный рефлекс в камере с выбором стороны подкрепления [1].

После выработки рефлекса у обеих групп животных производилась электрокоагуляция красного ядра вначале с одной, а в последующем—со второй стороны. Электрокоагуляция производилась по координатам стереотаксического атласа Джаспера и Айжемона-Марсана [2]. По окончании экспериментов животные забивались и мозг подвергался морфологическому контролю.

Наблюдения показали, что натуральный пищевой двигательный рефлекс при одностороннем разрушении красного ядра не исчезал, лишь незначительно возрастал латентный период условнорефлекторной реакции. В течение 3-х послеоперационных недель наблюдалось увеличение времени двигательной условной реакции, т. е. времени от момента нажатия на педаль до момента взятия мяса. Если до операции время условной двигательной реакции было равно в среднем 1,9 сек, то после операции оно равнялось 2,8 сек. К 20—25-му послеоперационному дню эти нарушения компенсировались, время условной двигательной реакции достигало дооперационного уровня. У всех подопытных кошек через 1,5 месяца производилось разрушение красного ядра на противоположной стороне. При этом двигательный условный рефлекс сохранялся, наблюдалось увеличение латентного периода условной реакции и возрастание времени двигательной реакции: оно достигало в среднем 3,7 сек, т. е. было в два раза больше исходного уровня. Животные нажимали на педаль почти с прежней скоростью, однако, пытаясь взять мясо, много раз промахивались. К концу четвертой недели после операции все эти нарушения проходили.

У животных с предварительно выработанным пищевым двигательным рефлексом одностороннее разрушение красного ядра приводило к временному (проходящему к 25-му дню после операции) незначительному увеличению латентного периода двигательной реакции. Так, если до операции латентный период на метроном составлял в среднем 3,2 сек, а на гудок 3,6 сек, то после операции он длился 3,7 сек и 4,1 сек соответственно.

Повреждение красного ядра противоположной стороны спустя 1,5—2 месяца после первой операции приводило к временному выпадению рефлекса, который восстанавливался после 3—11 подкреплений. Наблюдалось увеличение латентного периода реакции и нарушений в выборе сторон подкрепления. Если до операции правильный выбор стороны подкрепления доходил до 100% и на метроном, и на гудок, то после разрушения красного ядра этот показатель снижался в среднем до 95,2%, а на гудок—до 73%. Спустя четыре недели после операции латентный период реакции достигал дооперационного уровня, восстанавливался правильный выбор стороны подкрепления.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР,
лаборатория нейробионики

Поступило 10.XI 1972 г.

Ի. Ռ. ՄԱԴԱԹՈՎԱ

ԿԱՏՈՒՆՆԵՐԻ ՎԱՐՔԱՑՎԱԾԱՅԻՆ ՌԵԱԿՑԻԱՆԵՐԸ ԿԱՐՄԻՐ ԿՈՐԻԶԻ ՎՆԱՍՈՒՄԻՑ ՀԵՏՈ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Փորձերի արդյունքները ցույց են տալիս, որ նախնական բնական, անոդային շարժողական ռեֆլեքս ունեցող կատուների մոտ՝ կարմիր կորիզի երկկողմանի վնասումը տալիս է պայմանական շարժողական ռեակցիայի տևողության ժամանակավոր ավելացում նաև պայմանական ռեակցիայի գաղտնի ժամանակաշրջանի անցողիկ ավելացում։

Նախապես մշակված արհեստական, շարժողական, անոդային ռեֆլեքսները կարմիր կորիզի միակողմանի վնասման դեպքում, մնում են անփոփոխ, իսկ երկկողմանի վնասման դեպքում դիտվում է պայմանական ռեֆլեքսի կարճաւև անհետացում և ամրապնդվող կողմերի ընտրության ժամանակավոր խախտումներ։ Բացի դրանից, նկատվում է նաև պայմանական ռեակցիայի գաղտնի ժամանակաշրջանի անցողիկ ավելացում։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А.* Журнал высш. нерв. деят., 22, 3, 1972.
2. *Jasper H., Ajmone-Marsan C. A.* Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1954.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 577.57678.097

В. Г. ДЖАНИБЕКОВА

СПОСОБНОСТЬ К ПЕРЕАМИНИРОВАНИЮ D-ИЗОМЕРОВ НЕКОТОРЫХ АМИНОКИСЛОТ ДРОЖЖАМИ РОДА CANDIDA

Исследовались бесклеточные экстракты из трех штаммов дрожжей C. guilliermondii 71, C. pulcherrima 95, C. tropcalis ДН-3.

В качестве доноров аминогруппы были использованы L-, DL-, D-валин, L-, DL, D-метионин, DL- D-фенилаланин, L-, DL-, D-аланин, L-, DL-изолейцин. Акцептором аминогруппы служил α-кетоглутарат.

Показана способность этих дрожжей катализировать перенос аминной группы не только с L-, но и с D-изомеров аминокислот. Предполагается наличие трансаминаз для D-аланина и, возможно, для других D-изомеров аминокислот.

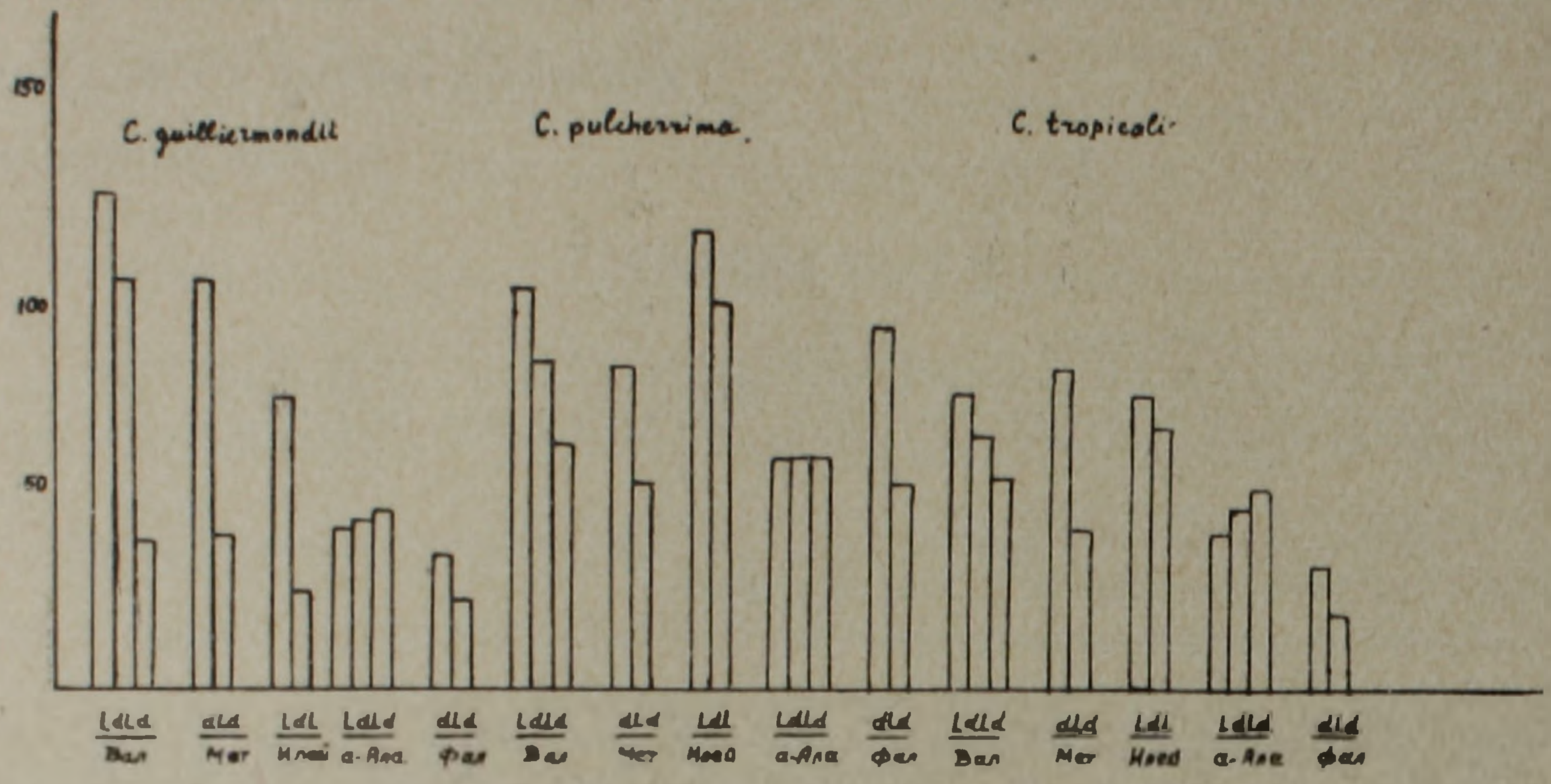
Присутствие D-аминокислот в некоторых микроорганизмах и превращения этих аминокислот считается наиболее отличительной особенностью белкового обмена микробов [1]. D-изомеры аминокислот в микроорганизмах обычно образуются под действием рацемаз. С открытием же процесса переаминирования D-аминокислот значение рацемаз возрастает — благодаря им могут образовываться различные аминокислоты D-конфигурации.

Наличие D-аминотрансфераз выявлено у Bac. subtilis [6, 7], Bac. anthracis [8]. L- и D-трансаминазы, находящиеся в клетках этих микроорганизмов, отличаются высокой стереоспецифичностью. Способностью переносить аминную группу с D-изомеров аминокислот обладает Chlor-pseudomonas ethylica [2]. Установлено, что D-аминокислоты накапливаются в обменном фонде различных видов дрожжей (Candida guilliermondii, Candida pulcherrima, Torulopsis globosa), когда они растут в средах, лишенных D-аминокислот [4].

Ферментные системы, ответственные за обмен D-аминокислот в дрожжах, не изучены. Поэтому представлялось интересным выяснить, могут ли дрожжи рода Candida использовать при переаминировании в качестве доноров аминогруппы D-изомеры аминокислот.

Материал и методика. Исследовались бесклеточные экстракты из трех штаммов дрожжей C. guilliermondii 71, C. pulcherrima 95, C. tropicalis ДН-3, выращенных в жидкой синтетической среде. Собранные в конце экспоненциальной фазы роста центрифугированием, дрожжи отмывались холодной дистиллированной водой и разрушались в гомогенизаторе со стеклянными бусинками «Ballotini» № 14 с фосфатным буфером М/15, pH 7,6. После отделения осадка надосадочная жидкость подвергалась диализу и использовалась в качестве ферментного препарата. Определение активности трансаминаз, постановка опытов производились по ранее описанной методике. [3].

В качестве доноров аминогруппы были использованы L-, DL-, D-валин, L-, DL-, D-метионин, DL- и D-фенилаланин, L-, DL-, D-аланин, L-, DL-изолейцин, акцептором аминной группы служил α-кетоглутарат.



Состав реакционной смеси: 20 μкм нейтрализованной аминокислоты (0,2 мл), 40 μмк нейтрализованной кетокислоты (0,2 мл), фосфатный буфер М/15, pH—7,6—7,8 (0,2 мл), пиридоксальфосфат—20 мкг (0,1 мл). Общий объем смеси составлял 1 мл. Данные в μкм.

Результаты. Данные показывают, что бесклеточные экстракты, полученные из дрожжей рода Candida, способны катализировать перенос аминной группы не только с L-, но и с D-аминокислот. С D-изомерами аминокислот переаминирование идет медленнее. Это касается D-метионина, D-валина, D-фенилаланина, DL-изолейцина, а переаминирование L-, DL-, D-форм аланина протекает с одинаковой скоростью.

Учитывая тот факт, что в дрожжах не обнаружена аланин-рацемаза [5, 9], мы, исходя из наших данных, пришли к заключению, что в клетках изученных дрожжей имеются ферментные системы, переносящие аминогруппы D-аминокислот на α-кетоглутарат, причем этот процесс осуществляется отдельными трансаминазами для D-аланина, и вероятно, для других D-аминокислот.

Институт микробиологии
АН АрмССР

Поступило 11.VII 1972 г.

Վ. Գ. ՋԱՆԻԲԵԿՈՎԱ

ԱՄԻՆԱԹԹՈՒՆԵՐԻ D-ԻԶՈՄԵՐՆԵՐ ՎԵՐԱԱՄԻՆԱՅՆՄԱՆ ՈՒՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ CANDIDA ՑԵՂԻ ՇԱՓԱՐԱՆԿՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ապացուցվել է, որ Candida *ցեղի մի քանի ներկայացուցիչների չ բջջային մղվածքները կարող են կատալիզել ամին խմբի փոխանցումը ինչպես L- այնպես էլ D-ամինաթթուներից, միայն թե D-իզոմերների ներկայությամբ*

վերաամինացումը ավելի դանդաղ է ընթանում։ Դա վերաբերում է D-մեթիոնին, D-վալինին, D-ֆենիլալանինին, DL-փղոլեյցինին, իսկ L-, DL- և D-ալանինի դեպքում վերաամինացումը գնում է նույն արագությամբ։

Ենթադրվում է, որ այդ միկրոօրգանիզմների մոտ առկա են D-տրանսամինազներ։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Губарев Е. М.* Основные процессы обмена веществ у микроорганизмов. М., 1961.
2. *Малофеева И. В., Захватаева Н. В.* и *Кондратьева Е. Н.* Микробиология, XXXVII, 5, 1968.
3. *Тер-Карапетян М. А., Джанибекова В. Г.* ДАН АрмССР, 48, 3, 1969.
4. *Bhattacharyya S. K.* and *Banerjee A. B.* Can. J. Microbiol., 15, 9, 1107, 1969.
5. *Marr A., Wilson P.* Arch. Biochem. and Biophys. 49, 2, 424, 1954.
6. *Martinez-Carrion M.* and *Jenkins W. T.* J. Biol., Chem., 240, 3538, 1965.
7. *Thorne C. B., Gomez C. B., Housewright R. D.* J. Bacteriol., 69, 357, 1955.
8. *Thorne C. B., Molnar D. M.* J. Bacteriol., 70, 420, 1955.
9. *Wood W., Gunsalus I.* J. Biol. chem., 190, 2, 403, 1951.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.422

Б. А. ВАЙНШТЕЙН, С. Г. ВАРТАПЕТОВ

ХИЩНЫЕ КЛЕЩИ СЕМЕЙСТВА PHYTOSEIIDAE (PARASITIFORMES) ФАУНЫ АДЖАРСКОЙ АССР

В статье дается перечень 28 видов фитосейидных клещей, найденных в Аджарской АССР, с указанием географических пунктов находок, стаций и растений, на которых они собраны. Во многих случаях приводятся также кормовые объекты отдельных видов.

Хищные клещи семейства Phytoseiidae служат естественными регуляторами численности вредных для сельского хозяйства четырехногих и тетраниховых клещей. Некоторые виды фитосейид искусственно разводятся для биологической борьбы с вредными клещами. Поэтому изучение фауны этого семейства, предпринятое авторами преимущественно на плодовых культурах, представляет не только теоретический, но и существенный практический интерес.

Аналогичные исследования давно и успешно проводятся в Азербайджане [1] и в Армении [2]. Начаты подобные исследования и в Грузии [3—6].

Приводим фаунистические и некоторые экологические сведения по клещам, собранным в Аджарии.

Amblyseius (Amblyseius) largoensis Muma. Распространен на черноморском побережье Грузии. В горно-лесной зоне подымается до высоты 500 м н. ур. м. Предпочитает сильно увлажненные, слабо проветриваемые стации. Многочислен на цитрусовых, шелковице, лавровишне, грецком орехе, ежевике, ольхе. Обычен на алыче, хурме, лавре благородном, яблоне, груше, чае и других культурах. Встречается в травостое.

Питается Panonychus citri (McGr.), Tetranychus telarius (L.), Phyllocoptruta oleivorus (Ashm.), бродяжками щитовок и другими мелкими членистоногими, а также пыльцой клещевины. Личинкам для превращения в протонимфу необходимо питание растительноядными клещами или соком растений.

Amblyseius (Amblyseius) adjaricus Wainstein et Vartapetov. В лесной зоне Кобулетского р-на близ с. Чаквистави многочислен на каштане, грецком орехе и лещине в колониях четырехногих клещей.

Amblyseius (Amblyseius) cucumeris (Oudemans). Встречается повсеместно, но единично, на древесных, кустарниковых и травянистых растениях, в том числе на цитрусовых, хурме и ежевике.

Amblyseius (Amblyseius) bicaudus Wainstein. В прибрежной зоне единичные особи обнаружены на чае, ежевике и сое в колониях Tetranychus telarius и Aceria essigi (Hassan).

Amblyseius (Amblyseius) barkeri (Hughes). В той же зоне, на ежевике и травах. Предпочитает слабо прогреваемые стации с густым растительным покровом. Отмечено питание P. citri, T. telarius и A. essigi.

Amblyseius (Amblyseius) andersoni (Chant). Встречается в прибрежной зоне, малочислен. На яблоне, чае, ежевике, калине, гортензии. Отмечено питание T. telarius.

Amblyseius (Amblyseius) wainsteini Gomelauri. Распространен по всей Грузии. Предпочитает открытые, хорошо проветриваемые стации. Многочислен на цитрусовых, алыче, грецком орехе, персике, винограде, ежевике, ольхе и других растениях. Отмечено питание P. citri, T. telarius и Cecidophyes malpighianus (C. G. M.). Личинка не питается.

Amblyseius (Amblyseius) swirskii Athias-Henriot. Завезен с Ближнего Востока для борьбы с P. citri на цитрусовых породах. Выпущенный на плантации, успешно зимовал в продолжение трех лет на цитрусовых и на ежевике. Отмечено питание P. citri, T. telarius, табачным трипсом и бродяжками щитовок. Личинки не питаются.

Amblyseius (Amblyseius) rademacheri Dosse. Распространен в прибрежной и горно-лесной зонах, однако в первой численность выше, чем во второй. Предпочитает слабо прогреваемые северо-западные склоны. На грецком орехе, ольхе, ежевике, сое, крапиве. Питается P. citri и T. telarius.

Amblyseius (Amblyseius) umbraticus (Chant). На черноморском побережье и в горно-лесной зоне Грузии массовый вид. Предпочитает заболоченные участки и слабо проветриваемые стации под густым лиственным пологом. На ольхе, ежевике, диком инжире и на травах. Питается P. citri, T. telarius, A. essigi и эцидиальной стадией ржавчинного гриба Phragmidium violaceum Wint.

Amblyseius (Amblyseius) reductus Wainstein. Обнаружен в с. Чаквистави Кобулетского р-на на каштане.

Amblyseius (Amblyseius) levis (Wainstein). В прибрежной зоне Батумского и Кобулетского р-нов. Предпочитает слабо проветриваемые густые заросли ежевики или трав. Встречается также в подстилке. Единичен. Питание не изучено.

Amblyseius (Amblyseius) messor (Wainstein). Встречается в тех же районах и стациях, что и предыдущий вид. В экспериментальных условиях отказывается от питания P. citri и T. telarius.

Amblyseius (Amblyseiellus) setosus (Muma). Обнаружен в прибрежной зоне близ г. Кобулети на аралии.

Amblyseius (Euseius) finlandicus (Oudemans). Распространен повсеместно, но в массе встречается только в горно-лесной зоне. В низинной зоне и холмистых предгорьях на цитрусовых и чае практически отсутствует. Отмечен на каштане, грецком орехе, черешне, лавровишне, ежевике, буке. Питается A. essigi и Eriophyes nervisegnis (Can.).

Kampimodromus aberrans (Oudemans). Встречается единично в горно-лесной зоне на лещине в колониях четырехногих клещей.

Phytoseius (Phytoseius) bulgariensis Wainstein. Распространен по всей республике. В массе встречается на инжире, винограде, ежевике, лещине. Питается четырехногими клещами Aceria ficus (Cotte), A. essigi, Eriophyes vitis Pgst. и паутинными клещами T. telarius и OP. citri.

Phytoseius (Dubininellus) severus Wainstein et Vartapetov. Распространен в прибрежной и горно-лесной зонах. Найден на хурме, лещине и груше. Питается Aceria diaspyri (K.).

Phytoseius (Dubininellus) rubiphilus Wainstein et Vartapetov. Встречается в прибрежной полосе на ежевике и диком инжире в колониях A. essigi и A. ficus.

Anthoseius (Anthoseius) transvaalensis (Nesbitt). Найден в прибрежной зоне Кобулетского р-на на ежезике.

Anthoseius (Amblydromellus) hadzhievi (Abbasova). Единично встречается в прибрежной зоне Грузии на лавре благородном, яблоне, алыче, калине, туе.

Anthoseius (Amblydromellus) cerasicolus Wainstein et Vartapetov. Найден в Батумском р-не, на вишне, в Ботаническом саду.

Anthoseius (Amblydromellus) involutus Livscitz et Kuznetzov. Найден там же, где предыдущий, на винограде.

Anthoseius (Aphanoseius) clavatus Wainstein. Обнаружен в с. Бахви Махарадзевского р-на на ежевике.

Anthoseius (Aphanoseius) verrucosus Wainstein. В прибрежной зоне Батумского и Кобулетского р-нов единично встречается на мандарине, алыче, груше, калине.

Typhloctonus formosus (Wainstein). В прибрежной и горно-лесной зонах. Предпочитает открытые, хорошо проветриваемые стации. Единично встречается на инжире и ольхе. Отмечено питание тлями.

Paraseiulus soleiger (Ribaga). В прибрежной и горно-лесной зонах единично на лавре благородном, алыче, ежевике, катальпе, калине.

Iphiseius degenerans (Berlese). Завезен с Ближнего Востока для борьбы с P. citri на цитрусовых. Перезимовывает только в оранжереях. Установлено питание P. citri, T. telarius, P. oleivorus и пыльцой клещевины. Личинке для дальнейшего превращения необходимо питание.

Институт биологии внутренних вод
АН СССР,
Грузинский филиал Всесоюзного
н.-и. института фитопатологии

Поступило 21.VI 1972 г.

Р. А. ВАЙНШТЕЙН, С. Г. ВАРТАПЕТОВ

ԱՋԱՐԱԿԱՆ ԱՍՍՀ ՖԱՆՈՒՆԱՅԻ PHYTOSEIIDAE (PARASITIFORMES) ԸՆՏԱՆԻՔԻ ԳԻՇԱՏԻՉ ՏՋԻՐԸ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում բերվում են ֆիտոսեիդ տիպի 28 տեսակ՝ գտնված Աջարական ԱՍՍՀ-ից։ Նշվում են նրանց հայտնաբերման աշխարհագրական վայրերը, ստացիաները և այն բույսերը, որոնց վրայից նրանք հավաքվել են։ Շատ դեպքերում բերվում են նաև առանձին տեսակների սնման օբյեկտները։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аббасова Э. Д.* Фитосейиды (Gamasoidea: Phytoseiidae) Азербайджана. Второе акарологическое совещание. Киев, 1, 1970.
2. *Арутюнян Э. С.* Биологический журнал Армении, XXI, 1, 1969.
3. *Вайнштейн Б. А.* Сообщ. АН ГрузССР, 21, 2, 1958.
4. *Вайнштейн Б. А.* Тр. Ин-та зоологии АН ГрузССР, 8, 1961.
5. *Гомелаури Л. А.* Сообщ. АН ГрузССР, 3, 1968.
6. *Гомелаури Л. А.* Сообщ. АН ГрузССР, 52, 2, 1968.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

РЕФЕРАТ

УДК 615.779.9

Г. А. ШАКАРЯН, Т. К. СЕВЯН

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОХРАНЕНИЯ ПЕНИЦИЛЛИНА В МЯСЕ И СУБПРОДУКТАХ КУР

В условиях эксперимента изучались распределение, концентрация и продолжительность сохранения пенициллина в тканях кур при различных дозах и методах его введения.

Под опытом находились 30 кур 5—6-месячного возраста.

Пенициллин задавался внутримышечно и подкожно в дозе 50 и 100 000 ед/кг веса.

После получения антибиотика в определенные сроки устанавливалась концентрация этого антибиотика в крови, органах и тканях, а также продолжительность его сохранения в мясе и субпродуктах при соответствующих условиях хранения. Концентрация пенициллина устанавливалась методом диффузии в агар.

Как показали результаты исследований, пенициллин при подкожном и внутримышечном введениях очень быстро появляется в крови, достигая максимальных величин уже через 15 мин после введения. В дальнейшем его концентрация постепенно снижается в зависимости от величины введенной дозы. При подкожном введении в крови устанавливались сравнительно более высокие концентрации, чем при внутримышечном.

Исследование органов и тканей кур на содержание пенициллина производилось через час после подкожного и внутримышечного введения 50 и 100 000 ед/кг. Каждая доза испытывалась на трех курах.

Установлено, что в организме кур пенициллин распределяется неравномерно. В высоких концентрациях он обнаруживается в желчи, почках, легких, сравнительно меньше его в других исследованных органах.

В желчном пузыре концентрация пенициллина в 4—5 раз выше, чем в крови. Очевидно, препарат частично выводится из организма с желчью.

С целью выяснения продолжительности сохранения антибиотика в органах и тканях кур испытуемые образцы их помещались в холодильник при температуре минус 2—3°С, и через определенные сроки хранения в них устанавливалась концентрация препарата.

Параллельно ставились и контрольные опыты на курах, не полу-

чавших препарат—при всех сроках исследования гомогенаты тех же органов и тканей здесь не вызывали задержку роста тест-микробов.

Результаты исследований показали, что пенициллин в тканях кур сохраняется более чем 110 дней, хотя концентрация его постепенно снижается. На 210-ый день хранения, независимо от метода и дозы введения, препарат, как правило, во всех исследованных органах уже не обнаруживается.

Уменьшение количества пенициллина, а также различная продолжительность сохранения его зависит от вида тканей.

Сходные данные получены и при подкожном введении пенициллина.

Если первоначальная концентрация в легких составляет 3,8 ед/г, а в селезенке—1,37 ед/г, то на 110-ый день хранения в селезенке препарат выявляется в виде следов, а в легких уже на 60-ый день хранения вообще не регистрируется.

Необходимо отметить, что в тканях кур пенициллин разрушается быстрее, чем ранее испытанные нами антибиотики: неомицин, мономицин, стрептомицин, пасомицин, тетрациклин, окси- и хлортетрациклин.

Таким образом, процент сохранения антибиотиков в органах животных, как мы убедились в наших исследованиях, зависит не только от тканей, но и от вида антибиотика.

Таблиц 2. Библиографий 2.

Ереванский зооветеринарный институт

Поступило 11.XII 1972 г.

Полный текст статьи депонирован
в ВИНИТИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԿԱԿԱՆ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

РЕФЕРАТ

УДК 581.1

А. С. ПЕТРОСЯН

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛА У НЕКРОТИЧЕСКИХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

Генетическая сущность гибридного некроза у пшениц довольно обстоятельно изучена отечественными и зарубежными исследователями. Относительно физиологических нарушений, происходящих у этих гибридов в результате взаимодействия генов некроза, в литературе данных не имеется.

В настоящем сообщении приводятся данные о содержании хлорофилла «а» и «б» в листьях некротических гибридов пшеницы Бенгалензе×Лютесценс 1163 и Лютесценс 1163×Гостианум 0237 и их родительских сортов. Исследования велись в возрасте 1, 2 и 3-х листьев. Начиная с возраста двух листьев каждый лист исследовался отдельно. В возрасте 3-х листьев у первых удалялась пожелтевшая часть и анализу подвергалась только зеленая часть.

Определение хлорофилла «а» и «б» производилось по методике Осиповой. Ацетоновые выдержки были просмотрены спектрофотометром СФ-4А, а расчеты велись по формуле Мак Кинея. Опыт поставлен в шестикратной повторности.

Исследования показали, что в возрасте одного листа некротические гибриды по количеству хлорофилла «а» и «б» находятся на уровне родительского сорта или даже несколько превышают его. Так, хлорофилл «а» у гибрида Бенгалензе×Лютесценс 1163 составляет 3,87 мг, а у Бенгалензе и Лютесценс 1163 соответственно 3,34 мг и 3,02 мг. Количество хлорофилла «б» в возрасте одного листа у гибрида Бенгалензе×Лютесценс 1163 достигает 1,04 мг, а у родителей соответственно—0,95 и 0,79 мг.

В возрасте двух листьев наблюдается иная картина: в первых листьях почти у всех сортов и гибридов происходит повышение количества хлорофилла «а» по сравнению с первым вариантом опыта (возраст 1 листа). Однако гибриды в этом отношении уступают родительским сортам, несмотря на то, что признаков пожелтения листа у них не наблюдается. Так, например, у сорта Гостианум 0237 количество хлорофилла «а» составляет 5,25 мг, у Лютесценс 1163—5,33 мг, в то время как у гибрида Лютесценс 1163×Гостианум 0237 оно составляет 4,13 мг. В этом возрасте в первых листьях родительских сортов повышается также

количество хлорофилла «б», однако у гибридов по этому показателю существенных изменений не наблюдается. По содержанию хлорофилла «а» и «б» во вторых листьях гибриды не отличаются от родительских сортов.

В возрасте трех листьев, когда у первых листьев гибрида имеются симптомы некроза, как в зеленых листьях первого, так и во втором и в третьем листьях количество хлорофилла «а» у гибридов по сравнению с родительскими сортами снижается. Однако, чем возрастно моложе лист у гибридов, тем незначительнее снижение количества хлорофилла. Так, у первого листа гибрида Бенгалензе×Лютесценс 1163 по сравнению с отцовской формой Лютесценс 1163 количество хлорофилла «а» снижается на 52, у второго—на 36 и у третьего—на 12%.

В этом возрасте такая же закономерность наблюдается в отношении количества хлорофилла «б» в первых и вторых листьях, в третьих листьях по этому показателю у гибридов и родительских сортов существенных различий не имеется.

Приведенные данные показывают, что разрушение хлорофилла у некротических гибридов начинается до наступления фенокритической фазы (в возрасте двух листьев у изученных нами гибридов).

Следовательно, в результате взаимодействия генов некроза задолго до наступления фенокритической фазы в гибридном организме нарушается нормальный ход многих физиологических процессов, что приводит к разрушению хлорофильного аппарата и к преждевременной гибели растений.

Таблиц 2. Библиографий 13.

НИИ земледелия МСХ АрмССР,
лаборатория генетики

Поступило 17.X 1972 г.

Полный текст статьи депонирован
в ВИНИТИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

РЕФЕРАТ

УДК 611.145.11

Р. В. АМБАРДЖАНЯН

КРАЙНИЕ ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОСУДИСТЫХ СПЛЕТЕНИЙ БОКОВЫХ ЖЕЛУДОЧКОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ПРИКЛАДНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Сосудистые сплетения боковых желудочков играют важную роль как в физиологии, так и в патологии головного мозга. Поэтому изучение индивидуальной изменчивости в их строении, несомненно, имеет теоретическое и практическое значение.

Нами изучены сосудистые сплетения боковых желудочков на 168 полушариях головного мозга с применением методики инъекции изучаемых сосудов, рентгенографии, просветления, препарирования под проходящим светом, коррозии. Были применены также гистологические методы.

Анализ материала, проведенный в аспекте генеза, позволяет выделить две крайние формы изменчивости в строении сосудистых сплетений.

При одной крайней форме (28 препаратов из 168), отражающей более ранние стадии развития, обнаруживались сравнительно длинные и узкие сосудистые сплетения с малым количеством ворсинок. Венозные сплетения представлены тонкими венами, со слабо развитым клубочком. Крупные хориоидные вены, как правило, отсутствовали. Из сплетения выходили множественные (6—12) мелкие венозные стволы, длина которых не превышала 0,5—2 см при диаметре 0,5 мм, они впадали в различные вены, расположенные вблизи от сосудистых сплетений. При этой форме сплетений менее развита также артериальная сеть. Количество хориоидальных ветвей передней ворсинчатой артерии достигает 8. Извитость этих ветвей и переплетение с соответствующими венами выражено слабо.

При другой крайней форме (38 препаратов), отражающей более поздние стадии развития, сосудистые сплетения были сравнительно короткие и широкие. Края их имели хорошо развитые ворсинки. Венозные сплетения представлены густой сетью вен с сильно развитым хориоидным клубочком. Выносящие сосуды представлены, как правило, одной хориоидной веной, которая имела сильно извитую форму. Длина ее достигала 15 см, диаметр варьировал от 2 до 3 мм. Она впадала во внутреннюю мозговую или переднюю паравентрикулярную вену. При этой форме сплетений количество хориоидальных ветвей, отходящих от пе-

редней ворсинчатой артерии, достигало 12; как извитость, так и переплетение этих артерий с соответствующими венами сильно выражены.

Первая крайняя форма изменчивости, как правило, наблюдалась при долихоцефалической форме черепа, вторая—более характерна для брахицефалов. На остальных препаратах строение сосудистых сплетений более или менее приближалось к одной из описанных крайних форм.

Указанные различия в строении сплетений боковых желудочков и хориоидных вен могут иметь значение для понимания некоторых физиологических механизмов внутричерепной циркуляции крови, а также должны учитываться при выборе оперативного вмешательства на сосудистых сплетениях, производимого, например, по поводу гидроцефалии.

I Ленинградский Ордена Трудового Красного Знамени медицинский институт, кафедра топографической анатомии и оперативной хирургии

Поступило 4.I 1973 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНИТИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

РЕФЕРАТ

УДК 637.335.2

З. Д. МКРТЧЯН, Э. О. ПЕТЯН

К ВОПРОСУ О МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ СЫРА ЕХЕГНАДЗОРИ В ПРОЦЕССЕ ХРАНЕНИЯ

В процессе хранения сыра Ехегнадзори, наряду с биохимическими изменениями, происходят изменения его микробиальной обсемененности. По технологической инструкции зрелый сыр Ехегнадзори должен храниться при температуре 5°С—6°С до 3-х месяцев.

Однако нам представлялось интересным изучить происходящие микробиологические и биохимические изменения при хранении его в установленных для него условиях и при минусовых температурах.

Взятые образцы сыров хранились при температуре 5°С—контроль, при —1°С—рекомендуемая в промышленности температура, и при —5°С, при которой сыр не замерзает, но микробиологические и ферментативные процессы замедляются. Относительная влажность во всех случаях составляла 85—89%.

Сыры были упакованы в полиэтиленовые мешки, вложенные в картонные ящики (вес нетто 22 кг).

При изучении микробиальной обсемененности нами выяснено, что общее количество микроорганизмов и молочнокислых бактерий больше встречались в контрольном варианте, т. е. при хранении вполне созревшего сыра.

При хранении сыра при температуре 5°С в течение 60 дней, активность микробиологических процессов снижалась по сравнению с контролем, при этом общее количество микроорганизмов составляло на МПА 25090, против 25066 в контроле.

При хранении в течение 90 дней при температуре 5°С количество микроорганизмов на МПА достигает 17570 против 205066 в контрольном варианте. При этом сроке хранения начинают развиваться плесневые грибы—их количество достигает 351—к концу же следующего срока их количество снижается до 105.

Отрицательные температуры значительно замедляют микробиологические процессы. Общее количество микроорганизмов при температуре —1°С на МПА через 120 дней составило всего 9982, против 53132 в контрольном варианте, а при температуре —5°С 2880, против 60090 в контроле.

При изучении роста маслянокислых бактерий нами также отмечено, что маслянокислое брожение начинает усиливаться при 3-м и 4-ом сроках хранения.

Большое значение в образовании специфического вкуса имеет накопление летучих жирных кислот, избыточное накопление их ухудшает органолептические свойства.

Содержание летучих жирных кислот увеличивалось незначительно в образцах, хранившихся при минусовых температурах, но оно было намного выше в контрольном образце. Увеличение летучих жирных кислот, а также усиление остроты сыра может быть обусловлено в значительной мере расщеплением жира, что особенно характерно для сыров из овечьего молока.

Содержание аммиачного азота и pH увеличивалось во всех вариантах, в контрольном оно значительно выше, что указывает на накопление щелочных продуктов распада белков. Таким образом, сыр Ехегнадзори рекомендуется хранить не более 2-х месяцев, хранение при отрицательных температурах более эффективно.

Таблиц 6. Библиографий 6.

Республиканское управление государственной
инспекции по качеству товаров

Поступило 12.XI 1972 г.

Полный текст статьи депонирован
в ВИНИТИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

РЕФЕРАТ

УДК 612.822.3

В. А. ТУМАНЯН, А. А. БУРИКОВ, Н. Е. САРАФЯН

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕЙРОННОЙ АКТИВНОСТИ ГИППОКАМПАЛЬНЫХ КЛЕТОК

В овязи с тем, что импульсная активность и нейронная организация многими авторами изучалась в основном на примере корковых нейронов, значительный интерес представляет постановка тех же вопросов в отношении гиппокампа. Выбор этой структуры в качестве объекта исследования не случаен, так как гиппокамп является центром эмоций и мотиваций, он ответственен за механизм памяти и изучает важную роль в поведенческих реакциях.

Поэтому задачей данного исследования было изучение фоновой и вызванной импульсной активности отдельных гиппокампальных нейронов при различных сенсорных раздражениях в зависимости от пространственного фактора.

Полученные результаты свидетельствуют о высоком уровне фоновой импульсации клеток дорзального гиппокампа (около 80%), варьирующей в пределах 15—50 имп/сек. Однако встречаются нейроны с относительно низким уровнем разрядов. Средняя частота, характеризующая уровень активности нейронов гиппокампа бодрствующего кролика, составляет 35±5,7 имп/сек. По характеру временного распределения импульсов разряды подразделяются на единичные, групповые и пачечные. 38% обследованных нейронов характеризуются единичным типом импульсации, 25—27%—групповым. В отношении пачечного типа импульсации нейронов надо отметить, что по мере углубления в гиппокамп количество нейронов с этим типом увеличивается. Преобладающим типом реакций нейронов является тормозящийся тип. Однако в отдельных случаях (например, при световом раздражении) наблюдалось превышение возбуждающихся нейронов над тормозящимися.

Таблиц 2. Библиографий 15.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР.
лаборатория нейробионики

Поступило 30.VI 1972 г.

Полный текст статьи депонирован
в ВИНИТИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 2, 1973

ՌՈՒԶԱՆՆԱ ԱՂԱՋԱՆԻ ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ

Կյանքից հեռացավ ԳԱ բուսաբանության ինստիտուտի հնագույն աշխատակից Ռուզաննա Աղաջանի Կարապետյանը։ Կյանքի շուրջ 40 տարիները նա մեծ եռանդով նվիրեց սիրած մասնագիտությանը, իր ավանդը ներդնելով հերբարիումի ստեղծման գործում։ Ինստիտուտում աշխատելու առաջին իսկ օրերից (սկզբում բնապատմական թանգարանում) նա ի մի է բերել, խմբավորել նշանավոր բուսաբանների հավաքած և որոշած նմուշները, կազմակերպել հավաքածուի պահպանումը։

Նա ակտիվ մասնակցել է նաև հանրապետության ֆլորիստական հարստության ուսումնասիրման նպատակով կազմակերպվող գիտարշավներին։ Դժվար թե լինի Հայաստանի մի շրջան կամ վայր որտեղից նա բույսեր հավաքած չլինի։ Մինչև վերջին ժամանակներս իր աշխատանքային ընկերների հետ նա խանդոտ սիրով հետևում էր հերբարիումի բույսերի պահպանմանը, սահմանելով այնտեղ ցուցադրական կարգ ու կանոն։

Սևանա լճի իջեցման հենց առաջին տարիներից նրան հանձնարարվում է ջրից ազատված հողագրունտներում բուսականության ձևավորման և բնական աճման պրոցեսների ուսումնասիրման թեման։ Այդ հազվադեպ պրոցեսի ուսումնասիրման առաջին իսկ էտապները նրան բերեցին ավազանի տարբեր հողագրունտների և բուսակազմման բնույթի միջև եղած հետաքրքիր օրինաչափությունների վեր հանման, որոնք հիմք հանդիսացան մի շարք գիտական հոդվածների և հաղորդումների հրապարակմանը։ Այս աշխատանքները ամփոփվեցին նրա թեկնածուական դիսերտացիայում (1960 թ.)։

Ավելի վաղ մասնակցել է ՀՍՍՀ ցրա-Ճահճային ֆլորայի ուսումնասիրմանը, որի արդյունքները հրատարակել են հատուկ գրքույկով։

Բազմահատոր «Հայաստանի ֆլորան» մենագրության կազմման հենց սկզբից, 1952 թվականից, Ռ. Կարապետյանն ակտիվ մասնակցություն է ցուցաբերում տեղական հերբարիումի լրացման գործում՝ առավելապես հանրապետության այն շրջաններից, որոնց ֆլորան լրիվ չի ներկայացված տեղական հերբարիումում։ Նրա հավաքած բույսերից նկարագրված են Հայաստանի ու Կովկասի ֆլորայի համար մի շարք նոր տեսակներ։ Երկու տասնամյակ շրջունակ Ռուզաննա Կարապետյանն իր կոլեգաների հետ կազմում էր Հայաստանի ֆլորայի բոլոր ցեղերի և տեսակների հայերեն անվանումները։ Մասնակցելով հատուկ գիտարշավների դեպի Հայաստանի տարբեր շրջանները, բույսերի ժողովրդական անունների հավաքման համար, դուգահեռաբար ուսումնասիրելով գրականության սկզբնաղբյուրները նա մեծ ավանդ մտցրեց բույսերի հայերեն անունների բառարանի (ուր հաշվվում է 61 հազար բառ) ստեղծման գործում։

Վերջին տարիներին իր կոլեգաների հետ նա մասնակցում էր «Օգտակար բույսերի բառարան»-ի կազմմանը, ուր ընդգրկված են ժողովրդական կենցաղում համեմատաբար լայնորեն օգտագործվող բույսերի շուրջ 1500 անուն։ Նա շուրջ 20 գիտական աշխատանքների հեղինակ է։

Բացի գիտական աշխատանքներից նա ակտիվորեն մասնակցում էր ինստիտուտի կուսակցական ու հասարակական աշխատանքներին և արժանացել է կառավարական պարգևների և խրախուսանքի։

Ռ. Կարապետյանն օժտված էր մարդկային բնավորության շատ բարձր արժանիքներով՝ համեստ, բարեխիղճ, լավատես և սրտակից ընկեր էր։ Նա սիրված և հարգված էր ինստիտուտի ողջ կոլեկտիվի կողմից։ Նրա բարի անունն ու հիշատակը կապրի բոլոր նրանց սրտերում, ովքեր ճանաչում են նրան։

ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Չայլախյան Մ. Ք. *Քառասունամյա որոնումներ բույսերի զարգացման հորմոնալ տեսության բնագավառում* 3

Աղունց Դ. Թ., Սարգսյան Լ. Վ. *Մի քանի ազդակների մասնակցությունը հիմնային ֆոսֆատազայի ակտիվության կարգավորման մեջ* 22

Սիմոնյան Ա. Ա., Աբրահամյան Կ. Ս., Ռոստոմյան Մ. Ա. Ստեփանյան Ռ. Ա. *Հավերի գլխուղեղից մեկուսացված միտոքոնդրիաների էլեկտրոնամիկրոսկոպիական հետազոտությունը օնտոգենեզում* 33

Սարուխանյան Ժ. Դ., Պետրոսյան Լ. Ա., Բաբլոյան Ռ. Ս., Դավթյան Մ. Ա. *Արգինազայի և -γ-գուանիդինոբուտիրատուրեոհիդրոլազային ներբջջային լոկալիզացիան սպիտակ առնետների և հավերի հյուսվածքներում* 39

Ավետիսյան Վ. Ա., Նալբանդյան Ա. Դ. *Կորնգանի և առվույտի պալարաբակտերիաների լիոֆիլ չորացման մասին* 45

Փանոսյան Գ. Հ., Թամրազյան Ե. Ե. *Կանաչ ամուրի մոդիֆիկացիոն և մուտագեն ակտիվությունը եգիպտացորենի տարբեր սորտերի մոտ* 51

Պետրոսյան Ա. Վ., Քոչարյան Շ. Մ., Զուրաբյան Ա. Ս. *Հավասարակշռության հասնելու պայմանը մեծ պանմիկտիկական պոպուլյացիայում* 61

Բաբիկյան Ս. Հ. Fusarium-*ի մի քանի տեսակների աճը և սպորատվությունը ազոտական աղբյուրների փոփոխության պայմաններում* 69

Մակարովա Ե. Ն., Մելքոնյան Ա. Բ. *Գլուտամինաթթվի ստերեոիզոմերների յուրացումը* Candida *ցեղի խմորասնկերի կողմից* 77

Զոհրաբյան Ս. Դ., Դադիվանյան Յու. Պ., Հարությունյան Յու. Վ., Սարգսյան Վ. Ա. *Խաղերի մաթեմատիկական տեսության դրույթների օգտագործումը կաթվածների դիֆերենցիալ ախտորոշման համար* 82

ՀԱՄԱՌՈՏ ԳԻՏԱԿԱՆ ՀԱՂՈՐԴՈՒՄՆԵՐ

Ղանդիլյան Պ. Ա. *Հայկական ՍՍՀ ֆլորայից երկու նոր հայտնաբերում* . . . 89

Սարկիսյան Ժ. Ս., Ղարիբյան Ա. Ա., Ռոստոմյան Դ. Կ., Սահակյան Ս. Դ. *Դժգույն մարմնի ֆունկցիոնալ կապերը գանգուղեղի առաջնային մասերի հետ կատուների մոտ*

Մաղարովա Ի. Ռ. *Կատուների վարքագծային ռեակցիաները կարմիր կորիզի վնասումից հետո* . . . .

Ջանիբեկովա Վ. Դ. *Ամինաթթուների* D-*իզոմերներ վերաամինացնելու ունակությունը* Candida *ցեղի շաքարասնկերի մոտ* 99

Վայնշտեյն Բ. Ա., Վարդապետով Ա. Դ. *Աջարական ԱՍՍՀ ֆաունայի* Phytoseiidae (Parasitiformes) *ընտանիքի գիշատիչ տզերը* 102

ՌԵՖԵՐԱՏՆԵՐ

Շահարյան Գ. Ա., Սեյան Թ. Կ. *Պենիցիլինի պահպանման տևողությունը հավերի մսի և մսեղիքի մեջ* 106

Պետրոսյան Ա. Ս. *Քլորոֆիլի որոշումը ցորենի նեկրոտիկ հիբրիդների մոտ* . . 108

Ամբարչանյան Ռ. Վ. *Գլխուղեղի կողմնային փորոքների անոթային հյուսվածքների փոփոխականության ծայրահեղ ձևերը և առաջացված տվյալների գործնական նշանակությունը* 110

Մկրտչյան Զ. Դ., Պետյան Է. Օ. *Եղեգնաձորի պանրի միկրոբիոլոգիական և բիոքիմիական փոփոխությունների հարցի շուրջը* 112

Թումանյան Վ. Ա., Բուրիկով Ա. Ա., Սարաֆյան Ն. Ե. *Հիպոկամպալ բջիջների նեյրոնային ակտիվության տարածական բնութագրման ուսումնասիրությունը* . . . .

Ռուզաննա Աղաջանի Կարապետյան 115

СОДЕРЖАНИЕ

Чайлахян М. Х. Сорокалетние искания в области гормональной теории развития растений 3
Адунц Г. Т., Саркисян Л. В. Участие некоторых факторов в регуляции активности щелочной фосфатазы 22
Симонян А. А., Абрамян К. С., Ростомян М. А., Степанян Р. А. Электронномикроскопическое исследование изолированных митохондрий головного мозга кур в онтогенезе 33
Саруханян Ж. Г., Петросян Л. А., Баблоян Р. С., Давтян М. А. Субклеточная локализация аргиназы и γ-гуанидинобутиратуреогидролазы в тканях крыс и кур 39
Аветисян В. А., Налбандян А. Д. Лиофильная сушка клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета 45
Паносян Г. А., Тамразян Е. Е. Модифицирующая и мутагенная активность зеленого прочного, изученная на различных сортах кукурузы 51
Петросян А. В., Кочарян Ш. М., Зурабян А. С. Условие достижения равновесия в большой панмиктической популяции 61
Батикян С. Г. Рост и спороношение некоторых видов Fusarium Link при варьировании источников азотистого питания 69
Макарова Е. Н., Мелконян А. Б. Азотный обмен дрожжей рода Candida. Усвоение стереоизомеров глутаминовой кислоты дрожжами рода Candida 77
Зограбян С. Г., Дадиванян Ю. П., Арутюнян Ю. В., Саркисян В. А. Применение математического метода теории игр в дифференциальной диагностике мозговых инсультов 82

Краткие научные сообщения

Гандилян П. А. Две находки из флоры Армянской ССР 89
Саркисян Ж. С., Гарибян А. А., Ростомян Д. К., Саакян С. Г. Функциональные связи паллидума с передними отделами мозга у кошек 93
Мадатова И. Р. Поведенческие реакции у кошек при повреждении красного ядра 97
Джанибекова В. Г. Способность к переаминированию D-изомеров некоторых аминокислот дрожжами рода Candida 99
Вайнштейн Б. А., Вартапетов С. Г. Хищные клещи семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) фауны Аджарской АССР 102

Рефераты

Шакарян Г. А., Севян Т. К. Продолжительность сохранения пенициллина в мясе и субпродуктах кур 106
Петросян А. С. Определение хлорофилла у некротических гибридов пшеницы . 108
Амбарджанян Р. В. Крайние формы изменчивости сосудистых сплетений боковых желудочков головного мозга и прикладное значение полученных данных 110
Мкртчян З. Д., Петян Э. О. К вопросу о микробиологических и биохимических изменениях сыра Ехегнадзори в процессе хранения 112
Туманян В. А., Буриков А. А., Сарафян Н. Е. Исследование пространственных характеристик нейронной активности гиппокампальных клеток 114

Рузанна Агаджановна Карапетян 115

CONTENTS

Challakhian M. Kh. Forty-year searches in hormonal theory of plants'development 3
Aduntz G. T., Sarkisian L. V. Participation of some factors in alkali phosphatase activity regulation 22
Simonian A. A., Abramian K. S., Rostomian N. A., Stepanian R. A. Electronic microscopic study of isolated mitochondria of chicken brain in ontogenesis 33
Sarukhanian J. G., Babloyan R. S., Petrosian L. A., Davtian M. A. Subcellular distribution of arginase and γ-guanidinbutirate-ureohydrolase in rat and chicken tissues 39
Avetisian V. A., Nalbandian A. D. Lyophilic desiccation of nodule bacteria in Medicago and Onobrychis 45
Panosian G. H., Tamrazian E. E. Modifying and mutagenic activity of fast green on different types of maize seeds 51
Petrosian A. W., Kotcharian Sh. M., Zurabian A. S. The condition of equilibrium in large panmictic population 61
Batikian S. H. Growth and sporogenesis of some Fusarium spesies at modifying the nitric sources 69
Makarova E. N., Melkonian A. B. Utilization of stereoisomers of glutamic acid by yeast 74
Zohrabian S. G., Dadivanian U. P., Arutjunian U. V., Sarkisian V. A. Application of the „Theory of games" in differential diagnosis of cerebral haemorrhage 82

Short scientific reports

Gandilian P. A. Two finds in armenian flora 89
Sarkisian J. S., Garibian A. A., Rostomian D. K., Saakian S. G. Functional junctions of pallidum in frontal sections of cat's brain 93
Madatova I. R. Behavioural reactions of cats with damaged red nuclei 97
Janibekova V. G. The ability of transamination of some amino acids' d-isomers of Candida yeast 99
Wainstein B. A., Vartapetov S. G. Predatory ticks of Phyoseudae (parasitformes) in Adjaria 102

References

Shakarian G. A., Sevian T. K. Duration of penicillin conservation in meat and subproducts of chicken 106
Petrosian A. S. Determination of chlorophyl in necrotic hybrids of wheat . . . 108
Ambardjanian R. V. Extreme forms of variability of vascular plexes of brain lateral ventricles and applied significance of data obtained 110
Mkrtchian Z. D., Petian E. O. On microbiological and biochemical changes in the cheese „Egegnadzor" during its storage 112
Tumanian V. H., Burikov A. A., Sarafian N. E. The resarch spesh characteristic neuronal activity the hippocampus cells 114
Ruzanna Agadjanovna Karapetian 115

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ
ՓՈՒԱԴԱՐԱՆ
ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ